Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile

von

Dr. **Otto Porsch,**

Assistenten am botanischen Institute der k. k. Universität Graz.

Aus dem botanischen Institute der k. k. Universität Graz.

(Mit 3 Doppeltafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 5. März 1903.)

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung hat kurz folgende Vorgeschichte. Auf Grund phylogenetischer Studien über den Spaltöffnungsapparat gelangte ich zu dem Ergebnisse, daß derselbe als ein in langer, allmählicher Anpassungsgeschichte erworbener Organkomplex mit großer Zähigkeit erblich fixiert wird. Dies spricht sich nicht bloß darin aus, daß eine einmal erreichte Organisationshöhe desselben wenigstens bis zu einem gewissen Grade auch dann noch vererbt wird, wenn die ursprünglich ihr zukommende Funktion von einer späteren leistungsfähigeren Neuerwerbung übernommen wurde, nicht nur in der Tatsache, daß in vielen Fällen die Hauptetappen der Anpassungsgeschichte des Apparates heute noch im Laufe der ontogenetischen Entwicklung des Individuums nachweisbar sind, sondern vor allem darin, daß es Fälle gibt, wo der Apparat selbst dann, wenn er für die Pflanze nicht nur überflüssig ist, sondern seine Ausbildung für diese sogar eine gewisse Gefahr einschließt, noch nicht preisgegeben wird, sondern diese lieber zu sekundären Einrichtungen greift, den eventuellen schädlichen

Folgen der Ausbildung dieses Erbstückes wirksam zu begegnen als dasselbe einfach gänzlich zu unterdrücken.

Indem ich die ausführliche Darstellung der oben erwähnten, rein phylogenetischen Ergebnisse einer späteren, vorzugsweise der Phylogenie des Apparates gewidmeten Arbeit vorbehalte, möchte ich im folgenden bloß das letzgenannte Hauptergebnis an dem im Titel bezeichneten Spezialfalle näher beleuchten. Die Untersuchung dieser Teilfrage, deren Besprechung ursprünglich als ein Kapitel der phylogenetischen Hauptarbeit gedacht war, lieferte derart einheitliche Ergebnisse, daß ihre getrennte Publikation geboten schien.

Die oben erwähnten Gesichtspunkte führten naturgemäß zunächst zur Forderung, daß an assimilierenden Organen, welche in verschiedener Höhe ihrer Ausdehnung gleichzeitig dauernd den beiden Medien Luft und Wasser ausgesetzt sind, wobei wegen der wechselnden Höhe des flüssigen Mediums in der histologischen Differenzierung der Epidermis eine scharfe Grenze nicht zu erwarten war, auch in dem dauernd untergetauchten Teile derselben bis zu einer gewissen Tiefe noch Spaltöffnungen entwickelt werden. Am ehesten war dies bei jenen Formen zu erwarten, welche noch nicht ausschließlich oder wenigstens nicht weitgehend dem Wasserleben angepaßt, bei niedrigstem Wasserstande auch auf sumpfigem Boden zu vegetieren imstande sind. Umgekehrt standen bei hochgradig, beziehungsweise ausschließlich an das Wasserleben angepaßten oder zeitlebens gänzlich untergetauchten Formen die Aussichten für die vorliegende Frage viel ungünstiger, da bei der weitgehenden und auch zeitlich weit zurückreichenden Differenzierung nach dieser Richtung hin die vollständige Auslöschung des dem ehemaligen terrestrischen Leben angehörigen Erbstückes vorauszusehen war.

Da nun in der Ausbildung des Apparates in der bezeichneten Region zum mindesten die Gefahr der Infiltration der Interzellularräume des Durchlüftungssystems mit Wasser liegt,[1]

[1] In zweiter Linie wäre in Betracht zu ziehen, daß der Apparat in dieser Region bei physiologisch und histologisch normalem Verhalten eine gefährliche Eingangspforte für Bakterien, parasitische Pilze etc. bilden könnte.

war eine Umbildung desselben im Sinne einer Verhinderung dieser Eventualität wahrscheinlich. Wir werden im folgenden sehen, daß die eben geäußerten Gesichtspunkte durch die daraufhin untersuchten Arten auch ihre Bestätigung finden. Der Apparat, welcher in seiner Haupteigenschaft als Regulator des Gasaustausches an den dauernd der Luft ausgesetzten, assimilierenden Teilen der Pflanze die doppelte Funktion der Freihaltung, beziehungsweise Sistierung der Kommunikation zwischen dem inneren Durchlüftungssystem und dem Medium der umgebenden Luft hat, fungiert in der dauernd untergetauchten Region derselben bloß als Verschlußapparat, erfüllt also nunmehr bloß einen Teil seiner ursprünglichen Aufgabe und dies bloß deshalb, weil die Pflanze nicht imstande ist, seine mit großer Zähigkeit erblich fixierte Anlage zu unterdrücken.

Bevor ich jedoch auf die in der Literatur unsere Frage betreffenden Angaben sowie die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchung näher eingehe, fühle ich mich veranlaßt, der Dankespflicht gegen meinen hochverehrten Herrn Vorstand, Prof. Dr. G. Haberlandt, unter dessen Leitung die Arbeit im hiesigen botanischen Institute ausgeführt wurde, für die vielseitige Anregung und weitgehende Unterstützung, die er derselben angedeihen ließ, im vollsten Maße entgegenzukommen. Weiters bin ich Herrn Prof. Dr. E. Palla für manche freundliche Aufklärung verbunden. Bei der Beschaffung des Materiales war mir Herr Garteninspektor Petrasch in dankenswerter Weise behilflich.

Historisches.

Indem ich die zahlreichen, auf mit Wasserspalten versehene Hydathoden submerser Blätter bezüglichen Untersuchungen, die sich besonders an die Namen Borodin, Askenasy, Volkens, Gardiner, Sauvageau und andere knüpfen, übergehe,[1] habe ich hier in Kürze bloß jener Angaben

[1] Vergl. diesbezüglich Schenk, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse in Biblioth. botan., Heft 1, Cassel 1886; Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 1896, S. 454, Anmerkung 2; Max v. Minden,

zu gedenken, welche echte Spaltöffnungen submerser Organe betreffen. Am längsten scheint das Vorkommen echter Spaltöffnungen an den untergetauchten Blättern einiger *Isoetes*-Arten bekannt zu sein. Diese Gattung ist besonders dadurch interessant, daß, wie namentlich Braun[1] gezeigt hat, die An- oder Abwesenheit der Spaltöffnungen mit der Lebensweise der einzelnen Arten in- oder außerhalb des Wassers nicht immer gleichen Schritt hält, also jedenfalls auch die erbliche Fixierung des Apparates mitspielt. Im Jahre 1864 gibt Hegelmaier[2] für die untergetauchten Stengel und Blätter der *Callitriche*-Arten seiner Sektion *Encallitriche* Spaltöffnungen an. Über ihren Bau spricht sich der Autor folgendermaßen aus:[3] »Die wie gewöhnlich chlorophyllhaltigen Porenzellen liegen, wie Durchschnitte zeigen, im Niveau der Epidermis, sind von beträchtlich geringerem Dickedurchmesser als die angrenzenden Zellen der letzteren und der Eingang in die Spalte wird von der Cuticula in Form eines schmalen Vorsprungs überragt.« Später gab Weiß[4] für die beständig untergetauchten Teile von *Najas* und *Potamogeton* Spaltöffnungen an, was De Bary 1877[5] leugnete. Für den untergetauchten Blattstiel von *Potamogeton natans* konnte ich, wie später gezeigt werden wird, die Weiß'sche Angabe bestätigen. Im Jahre 1870 wies Askenasy[6] für die Oberseite der unter Wasser aufgekeimten Kotyledonen von *Ranunculus aquatilis* die Existenz einiger weniger Spaltöffnungen nach. In demselben Jahre beobachteten Alex. Braun[7]

Beiträge zur anatom. und physiolog. Kenntnis Wasser sezernierender Organe in Biblioth. botan., Heft 46, Stuttgart 1899.

1 »Über die *Isoetes*-Arten der Insel Sardinien.« Monatsber. der Berliner Akad., 1863. Vergl. überdies Sadebeck, »Die Gefäßkryptogamen« in Schenk's Handb. der Botanik, I, S. 309 bis 310, sowie dessen Bearbeitung der Isoetaceen in Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien, I, 4, S. 764 bis 766, 1902.

2 Monographie der Gattung *Callitriche*, S. 9 und 10.

3 Die Kenntnis der Originalstelle verdanke ich der freundlichen Mitteilung des Herrn Dr. R. v. Keissler in Wien.

4 Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. Pringsheim's Jahrbücher, IV, 1865/66, S. 189.

5 Vergleich. Anatomie der Vegetationsorgane, S. 49.

6 Über den Einfluß des Wachstumsmediums auf die Gestalt der Pflanzen. Botan. Zeitung, 1870, S. 198.

7 Monatsber. der Berliner Akad., S. 665.

solche an den submersen Primordialblättern und dem Keimblatt der *Marsilien* und Hildebrand[1] an den Blattstielen und an der Unterseite der den Luftblättern vorhergehenden Schwimmblätter von *Sagittaria sagittifolia*. Später fand Kamieński[2] auf der Unterseite der Adventivsproßblätter von *Utricularia vulgaris* »zahlreiche große, einfach gebaute, mit sehr breiter, fast runder Spalte versehene Spaltöffnungen«. Ihm folgten Schenk,[3] welcher für die submersen Blätter der Wasserform von *Cardamine pratensis*, und Hildebrand,[4] der für jene von *Heteranthera zosterifolia* echte Stomata nachwies. In seiner 1886 erschienenen »Vergleich. Anatomie submerser Gewächse« weist Schenk hier mit Recht auf die Bedeutung der Vererbung für die Erklärung des vereinzelten Auftretens von Spaltöffnungen an submersen Organen hin, ohne weitere neuere diesbezügliche Tatsachen anzuführen. Pax reproduziert in seiner Bearbeitung der *Callitrichaceen* in Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien, III. 5, S. 122, 1890, die allgemeine Angabe Hegelmaier's für die *Eucallitrichen*. In demselben Jahre wies Arcangeli[5] für die submersen Blätter von *Nuphar luteum* Spaltöffnungen nach und schließlich fand Weinrowsky[6] solche auf den untergetauchten Blättern von *Elisma sparganiifolium*, *Veronica Anagallis* und *Typha angustifolia*. Wichtig ist die auf die Stomata der beiden letzten Arten bezügliche Angabe des Autors, daß ihre Spalte immer geschlossen ist. Merkwürdigerweise übersah er die zahlreichen Spaltöffnungen an den untergetauchten Blättern von *Callitriche verna* (l. c., S. 127). Bezüglich

---

[1] Botan. Zeitung, 1870, Nr. 2, S. 19.

[2] Vergleich. Untersuchungen über die Entwicklungsgesch. der Utricularien. Botan. Zeitung, 1877, S. 769.

[3] »Über Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen« in Ber. der Deutschen botan. Ges., II, 1884, S. 485.

[4] »Über *Heteranthera zosterifolia*« in Engler's botan. Jahrb., VI, 1885, S. 142.

[5] Sulle foglie delle piante acquatiche e specialmente sopra quelle della Nymphaea e del Nuphar. Nuovo Giorn. Bot. Ital., XXII, 1890. Vergl. das Referat von Solla in Just's Botan. Jahresber. pro 1890, I, S. 649, Nr. 81.

[6] Untersuchungen über die Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen. Berlin 1898 (Inauguraldissertation), S. 17, 34, 35.

seiner Angabe über *Hippuris* vergleiche das im II. Abschnitte Gesagte.

Wie die eben mitgeteilten Literaturstellen ergeben, begnügen sich die für unsere Frage vorliegenden Angaben, welche sich überdies fast ausschließlich auf Blattflächen beziehen, zumeist mit der bloßen Feststellung der Tatsache des Vorkommens von Spaltöffnungen; im besten Falle sind die Querschnittsform, der allgemeine Umriß, Verschluß und Inhalt der Atemhöhle nur sehr kurz und zumeist zweideutig erwähnt. Nirgends finden sich genauere histologische Angaben über die Art des Verschlusses im speziellen, die Differenzierung der Vor- und Hinterhofleisten, die Querschnittsform der Schließzellen, ihre Beweglichkeit u. s. w. Diese Lücken an der Hand genauer histologischer Zeichnungen auszufüllen, soweit es das zur Verfügung stehende Untersuchungsmaterial erlaubt, ist Zweck vorliegender Untersuchung. Bei der Auswahl der zu untersuchenden Objekte bin ich meine eigenen Wege gegangen. In erster Linie ließ ich mich hiebei von den eingangs erwähnten Gesichtspunkten leiten, denen zufolge gerade die Untersuchung untergetauchter Stammteile und Blattstiele als besonders wünschenswert erschien und welche, wie aus dem Folgenden hervorgehen dürfte, im allgemeinen auch interessantere Ergebnisse als jene der Blattflächen lieferte. Die von älteren Autoren gemachten Angaben wurden, soweit mir Material zur Verfügung stand, berücksichtigt. Über die Untersuchungsergebnisse einer Reihe von Objekten, die derzeit noch in Kultur sind, hoffe ich in einer späteren Mitteilung berichten zu können.

I. Bei normalem histologischen Bau physiologisch abweichende Spaltöffnungen.

Dieses Verhalten fand ich an den untergetauchten Stengeln und Blättern von *Callitriche verna* L.[1] und *Hippuris vulgaris* L. In zweiter Linie wären die meisten der in den folgenden Abschnitten besprochenen Arten anzuführen, da sie in der obersten

---

[1] Die nahe verwandte *C. stagnalis* Scop., für welche Hegelmaier l. c. ebenfalls Spaltöffnungen an den untergetauchten Organen angibt, stand mir lebend nicht zur Verfügung.

Region des noch untergetauchten Stammes, beziehungsweise Blattstieles neben histologisch rückgebildeten oder in verschiedener Weise nach außen verschlossenen Spaltöffnungen auch solche von normalem Baue, aber physiologisch abweichendem Verhalten besitzen. Die physiologische Umstimmung scheint hier den ersten Schritt zur Umbildung des Apparates im Sinne eines Verschlußapparates darzustellen, wozu sich in der untersten, auch bei niedrigem Wasserstande konstant untergetauchten Region die später genau zu erörternden histologischen Differenzierungen gesellen. Die Pflanze, welche begreiflicherweise in ihrer Anpassung mit den jeweiligen Schwankungen des Wasserstandes nicht gleichen Schritt zu halten vermag, hat sich in der weitgehenden Umbildung des Apparates gewissermaßen an ein Minimum des Niveaustandes gehalten, das für sie als Normalzustand in erster Linie in Betracht kommt. Dementsprechend zeigen auch die in der obersten, nur bei gelegentlichem, besonders hohem Wasserstande untergetauchten Spaltöffnungen ein normales physiologisches Verhalten.

Callitriche verna L.

(Taf. II, Fig. 2.)

Von dieser Art stand mir jene Form zur Verfügung, deren oberste, rosettenartig zusammengedrängte Blätter als Schwimmblätter fungieren. An den längeren, untergetauchten Blättern, welche sich im Gegensatze zu den kürzeren, breiteren, elliptisch eiförmigen Schwimmblättern durch einen schmalen linearen Umriß auszeichnen, finden sich, über die ganze Epidermis der Oberseite zerstreut, zahlreiche Spaltöffnungen. Frische Oberflächenschnitte, welche so geführt wurden, daß die Schließzellen nicht verletzt wurden, zeigen, im Wasser beobachtet, die Zentralspalten der meisten Apparate geschlossen; ja der Verschluß derselben erstreckt sich nicht selten auch auf die Eisodialöffnung, welche durch engen Anschluß der Cuticularleisten entweder bis auf einen sehr feinen Spalt oder fast gänzlich verschlossen ist.[1] Median geführte Querschnitte zeigen

[1] Die an den untergetauchten Stengeln sehr zerstreut auftretenden Apparate zeigen dasselbe Verhalten.

eine mächtige Förderung der vorderen Cuticularleisten den hinteren gegenüber, ein Verhalten, welches bekanntlich an den Schwimmblättern der Wasserpflanzen in meist noch weiter vorgeschrittenem Maße ganz allgemein verbreitet ist[1] (Taf. II, Fig. 2).

Wenn man dagegen dünne Oberflächenschnitte mit verletzten Epidermiszellen, aber intakten Schließzellen in Wasser beobachtet, findet man die Zentralspalten weit offen. Daraus geht hervor, daß am intakten Blatte der Turgor der an die Spaltöffnung angrenzenden Epidermiszellen größer sein muß als der Turgor der Schließzellen, so daß diese von den Epidermiszellen zusammengedrückt werden, wie dies von Leitgeb für *Potamogeton natans* angegeben wurde (vergleiche diesbezüglich das im nächsten Abschnitte über diese Art Gesagte). Doch muß ausdrücklich erwähnt werden, daß diese Mechanik des Schließens und Öffnens nur den untergetauchten Blättern zukommt. An den Schwimmblättern sind die Schließzellen an dieser Mechanik aktiv beteiligt. Die Rückbildung äußert sich also an den untergetauchten Blättern in der Herabsetzung des Turgors der Schließzellen und ihrer damit verbundenen Inaktivität beim Bewegungsmechanismus. Anatomisch kommt dieselbe lediglich dadurch zum Ausdrucke, daß der Assimilationsapparat der Schließzellen fast ganz rückgebildet ist. Es kommen in ihnen nur ganz wenige, meist zwei bis drei kleine und blasse Chloroplasten vor.

Eine Kontrolluntersuchung von Oberflächenschnitten der Schwimmblätter zeigte regelmäßig geöffnete Spaltöffnungen, auch die Eisodialöffnung war gewöhnlich weit offen. Für den Grad der Verschlußfähigkeit ihrer Zentralspalte gilt im allgemeinen das von Haberlandt[2] über die Spaltöffnungen der Schwimmblätter Gesagte.

Wie aus der großen Zahl der ausgebildeten Spaltöffnungen sowie dem gelegentlichen zerstreuten Auftreten von solchen mit geöffneter Zentralspalte und Eisodialöffnung hervorgeht,

---

[1] Vergl. Haberlandt, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. II. Die Spaltöffnungen der Schwimmpflanzen. »Flora«, 1887, Nr. 7.

[2] L. c., 1887; S. A., S. 11 bis 13.

haben wir es hier mit einer Pflanze zu tun, bei der die Umbildung des Spaltöffnungsapparates in der untergetauchten Region nur bis zu einem gewissen Grade gediehen ist.[1] Dies erscheint nicht befremdend angesichts der Tatsache, daß die untersuchten Exemplare, welche aus der Umgebung von Graz stammten, am natürlichen Standorte in seichtem Wasser wuchsen, wo sie wenigstens in der heißen Jahreszeit der Gefahr ausgesetzt sind, auch in der unteren Region mit der Luft in Berührung zu kommen und als Landpflanzen vegetieren zu müssen. Auch in der Ausbildung der Rosette verschieden großer und gestalteter Schwimmblätter erweist sich diese Form gewissermaßen als ein niedrigeres Anpassungsstadium, insoferne als die typische Wasserform derselben Art gänzlich untergetaucht wächst, überhaupt keine Schwimmblätter mehr ausbildet und nur die länglichen, schmallinealen Blätter der untergetauchten Region unserer Form besitzt. Von diesem Gesichtspunkte aus wäre eine vergleichende Untersuchung der Wasserform auf die Zahl sowie das physiologische und histologische Verhalten ihrer Spaltöffnungen von besonderem Interesse.

Hippuris vulgaris L.

(Taf. I, Fig. 1.)

Von dieser Art wurde eine größere Anzahl von Exemplaren aus dem Bassin des hiesigen botanischen Gartens untersucht. Die in ihrem gesamten histologischen Bau ziemlich weitgehend an das Wasserleben angepaßte Pflanze bildet zweierlei Blätter aus. Die der dauernd untergetauchten untersten Quirle sind dünner, länger, chlorophyllärmer und sterben verhältnismäßig früh ab, indem sie bis auf die am längsten erhalten bleibenden Gefäßbündel verfaulen. Diese auch in ihrem sonstigen histologischen Bau weitgehend an das flüssige Medium angepaßten Blätter, welche, soweit sie für die Untersuchung zur

[1] Auch der sonstige histologische Bau der Blätter zeigt noch keine weitgehende Anpassung an das Wasserleben.

Verfügung standen,[1] keine Spaltöffnungen aufwiesen,[2] gehen nach oben zu in kürzere, dickere Blätter über, von denen ein Teil auch bei gewöhnlichem durchschnittlichem Wasserstande untergetaucht ist. Letztere besitzen gleich den Luftblättern beiderseits zahlreiche Spaltöffnungen, bei welchen ein möglichst ausgiebiger Verschluß des Apparates gegen das umgebende Wasser durch gegenseitige Annäherung der Vorhofleisten angestrebt wird. Die Eisodialöffnung erscheint daher zumeist als sehr schmaler Spalt (Taf. I, Fig. 1). Dabei ist die Zentralspalte häufig offen. Es handelt sich hier um eine Region der Pflanze, welche zwar unter gewöhnlichen Verhältnissen noch untergetaucht ist, aber bei niedrigerem Wasserstande an die Luft gesetzt wird. Hand in Hand damit geht auch der Grad der Umbildung des Apparates. Die Pflanze hat in der untersten konstant untergetauchten Region den Apparat als überflüssig und gefährlich bereits aufgegeben, in der höheren Region wechselnden Niveaustandes bloß den ersten Schritt der Umbildung, beziehungsweise physiologischen Umstimmung der Schließzellen gemacht, welcher sich in dem Streben nach möglichst weitgehendem Verschlusse der Eisodialöffnung, respektive Zentralspalte äußert.

Die obersten, dickeren, kürzeren, chlorophyllreichen, scharf bespitzten Luftblätter besitzen beiderseits zahlreiche normale Spaltöffnungen.

Callitriche gegenüber bedeutet also das Verhalten von *Hippuris* einen merklichen Fortschritt in der Anpassung an das Wasserleben, insoferne erstere auch in der gewöhnlich untergetauchten Region ganz allgemein zahlreiche Spaltöffnungen entwickelt, letztere hingegen in dieser den Apparat bereits aufgegeben hat. Doch betrachte ich es keineswegs als ausgeschlossen, daß auch *Hippuris* gleich *Marsilia* und *Ranunculus aquatilis* auf den Kotyledonen, ja vielleicht selbst noch auf den ersten, diesen folgenden Blättern noch vereinzelt

---

[1] Denn die ältesten, unmittelbar über dem Boden angelegten Quirle waren auch an jüngeren Exemplaren bereits abgefault.

[2] Auf diese dürfte sich auch die Angabe Weinrowsky's (l. c., S. 26) beziehen, wonach an den jungen untergetauchten Blättern typische Stomata fehlen.

Spaltöffnungen als erblich fixierte Organe ausbildet, was an den im Wachstum zu weit vorgeschrittenen Versuchspflanzen leider nicht mehr festzustellen war.

Wie bereits eingangs dieses Abschnittes erwähnt, gilt das eben für *Callitriche* und *Hippuris* geschilderte Verhalten auch für die meisten der in den späteren Abschnitten besprochenen Arten, welche in der untersten, konstant untergetauchten Region der bezüglichen Organe in der Umbildung des Apparates viel weiter gegangen sind. Auch hier treten namentlich im obersten Drittel noch häufig histologisch normal gebaute, aber physiologisch abweichende Spaltöffnungen auf, so an den Blattstielen von *Alisma Plantago*, *Sagittaria sagittifolia* und *montevidensis*, *Calla palustris* und *Menyanthes trifoliata*, am Stamme von *Schoenoplectus lacustris*. Bei den erstgenannten erfolgt der Verschluß häufiger durch Verengung der Zentralspalte als der Eisodialöffnung, bei *Schoenoplectus* hingegen meist umgekehrt, aber auch bei offener Eisodialöffnung durch Verschluß der Zentralspalte. (Über die im untergetauchten Teile des Stammes von *Oenanthe aquatica* gelegentlich auftretenden, normal gebauten, aber physiologisch abweichenden Spaltöffnungen vergleiche das im III. Abschnitt über diese Art Gesagte.)

II. Spaltöffnungen mit verwachsener Eisodialöffnung.

Vollständige Verwachsung fand ich bei *Potamogeton natans*, *Oenanthe aquatica, Alisma Plantago*, *Schoenoplectus lacustris* und *Polygonum amphibium* und zwar bei *Potamogeton* und *Polygonum* als das gewöhnlichere Verhalten, bei den übrigen Arten bloß als Ausnahmsfall, teilweise Verwachsuug überhaupt nur an *Schoenoplectus*. Da ich in diesem Abschnitte des Zusammenhanges halber bloß jene Fälle bespreche, in denen Verwachsung bei gleichzeitiger normaler histologischer Ausbildung der Schließzellen auftritt, verweise ich bezüglich *Schoenoplectus* und *Polygonum*, wo zur Verwachsung auch eine histologische Umbildung des Apparates tritt, auf den IV. Abschnitt. Um irrigen Vermutungen vorzubeugen, bemerke ich ausdrücklich, daß sich sämtliche im folgenden gemachte Angaben auf vollständig ausgewachsene Organe beziehen und

die oft gebrauchte Bezeichnung »Verwachsung« nicht in dem Sinne zu verstehen ist, als ob die beiden ursprünglich durch einen Spalt getrennten Schließzellen später miteinander verwachsen wären. Es soll damit nur ein kurzer Ausdruck für die Tatsache gewonnen werden, daß eine Trennung der Schließzellen von vornherein unterblieben ist.

Potamogeton natans L.

(Taf. I, Fig. 2 bis 5.)

Von dieser Pflanze untersuchte ich den untergetauchten Schwimmblattstiel. Unter den nur im obersten Teile desselben und auch hier nur sehr vereinzelt auftretenden Spaltöffnungen sind in erster Linie jene zu erwähnen, welche bei sonst normalem Baue gegen das umgebende Wasser vollständig verschlossen sind, d. h. es fehlt jede Differenzierung einer Eisodialöffnung, die Cuticula zieht an Querschnitten auch bei genau medianer Einstellung als kontinuierliches Häutchen über den Vorhof hinweg (Fig. 2 und 5).

Die Zentralspalte ist weit geöffnet oder in verschiedenem Grade verschlossen, der Hinterhof stets offen, niemals durch die Hinterhofleisten geschlossen, die Atemhöhle ausnahmslos normal entwickelt.

Die Cuticula,[1] welche sich innen an der Grenze zwischen Schließ- und Nebenzelle verliert, bildet deutliche Hinterhofleisten, die häufig etwas stärker entwickelt sind als an der Blattlamina, und ist an den Bauchwänden der Schließzellen nur so weit entwickelt, daß diese auch bei verschlossenem Apparate noch einen geräumigen Vorhof zwischen einander freilassen (Fig. 2). Oberhalb desselben erhebt sie sich in Form eines hohen, seitlich meist steil abfallenden (Fig. 2), seltener niedrigeren, seitlich flach abfallenden Längswalles (Fig. 5). Dieses Querschnittsbild findet durch die Oberflächenansicht seine Bestätigung, wie Fig. 3 und 4 zeigen, welche den Apparat in

---

[1] Hier in kollektivem Sinne als Gesamtbezeichnung für eigentliche Cuticula und cutinisierte Schichten gemeint.

dieser Ansicht bei höherer und tieferer Einstellung darstellen. Stellt man zunächst auf jene Höhe ein, welche bei einem normalen Apparate der Eisodialöffnung entspricht, so fällt sofort die Plastizität des dieselbe stellvertretenden elliptischen Feldes auf, welche in der Abbildung durch die seitliche Schattierung angedeutet ist (Fig. 3). Bei höherer Einstellung erscheint in der Mitte desselben ein anfangs doppelt konturierter, stark lichtbrechender Streifen, welcher dem besonders in Fig. 2 deutlichen Längswalle entspricht, um schließlich bei höchster Einstellung von einer dunklen, der obersten Kante desselben entsprechenden Linie ersetzt zu werden (vergleiche die etwas kombinierte Abbildung 3). Bei tieferem Einstellen verschwinden der Reihe nach die dem Längswalle entsprechende Mittellinie, die seitlichen Schatten, die Bauchwände der Schließzelle nähern sich, bis schließlich bei genau medianer Einstellung die hier geöffnete Zentralspalte sichtbar wird (Fig. 4). Diese Figur zeigt gleichzeitig, wie die in 3 dargestellte kollabierte rechte Nebenzelle bei Einstellung auf die Zentralspalte vollständig verschwindet; von ihrem Lumen ist nichts mehr zu sehen, ihre beiden Seitenwände sind mit der Rückenwand der Schließzelle vollständig verschmolzen und nur die Bräunung der mittleren Partie (in der Abbildung durch Schattierung angedeutet), erinnert noch an ihr Vorhandensein. Diese Reduktion ist in dem in Fig. 5 dargestellten Falle noch weiter vorgeschritten. Hier sind beide Nebenzellen in mittlerer Höhe mit der Rückenwand der ihnen anliegenden Schließzelle vollständig verschmolzen und bloß im obersten und untersten Teile finden sich noch Reste ihres Lumens, welche Interzellularräumen täuschend ähnlich sehen, besonders dann, wenn ihr Plasma bereits ausgefallen ist.

Die Zentralspalte ist häufiger weit geöffnet (Fig. 5) als teilweise bis fast vollständig verschlossen (Fig. 2). Der Grad ihres Verschlusses hängt nämlich von dem Entwicklungszustande der Nebenzellen ab. Diese sind bloß ausnahmsweise beide normal entwickelt, häufig beide oder eine derselben abgestorben, kollabiert, ihre Membran gebräunt. Sind beide erhalten, so finden wir die Zentralspalte meist teilweise, seltener fast vollständig verschlossen (Fig. 2). Umgekehrt ist sie bei

Rückbildung einer oder beider Nebenzellen in verschiedenem Grade meist weit geöffnet (Fig. 5). Dieses Abhängigkeitsverhältnis findet besonders in der Oberflächenansicht des Apparates seinen klaren Ausdruck. Der dauernd untergetauchte Apparat ist nämlich in der Regel in seinem Gesamtumrisse viel breiter als jener der Blattlamina, oft beinahe kreisrund, ja bisweilen sogar senkrecht zur Längsachse breitgedrückt. Mit dem Absterben der Nebenzellen geht selbstverständlich eine beträchtliche Abnahme ihres Turgors Hand in Hand, wodurch der von ihnen im normalen lebensfähigen Zustande auf die Schließzellen ausgeübte Seitendruck auf ein Minimum herabsinkt und diese, selbst im normalen Turgor befindlich, sich naturgemäß nach der Seite der Druckabnahme hinkrümmen. Dies ist nicht nur am untergetauchten Apparate, sondern an dem der Lamina bei Rückbildung einer oder beider Nebenzellen regelmäßig zu beobachten. Mit vollem Rechte vergleicht Leitgeb[1] die Schließzellen der Blattfläche unserer Art mit zwei federnden Stahllamellen, »welche durch seitlichen Druck bis zur Berührung genähert werden können, aber stets ihre frühere Krümmung wieder zu gewinnen streben«. Ohne auf eine Kritik der verschiedenen Meinungen einzugehen, welche über die ausschließliche oder teilweise Übernahme der Funktion des Öffnens und Schließens des Apparates durch die Nebenzellen geäußert wurden,[2] möchte ich hier bloß auf die zum Teil aus rein physikalischen Gründen hervorgehende Notwendigkeit der erwähnten Erscheinung hinweisen. Zu erklären bleibt vor allem das auffallend häufige, ja beinahe regelmäßige frühzeitige Absterben einer oder beider Nebenzellen am dauernd untergetauchten Apparate. Zur Erklärung dessen sei folgendes beigetragen.

---

[1] Leitgeb, »Beiträge zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates« in Mitteil. aus dem botan. Institut Graz. Jena 1888, S. 156.

[2] Leitgeb, l. c. — Schaefer, Über den Einfluß des Turgors der Epidermiszellen auf die Funktion des Spaltöffnungsapparates. Pringsheim's Jahrb., IX, 1888, S. 178 ff. — Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Botan. Zeitung, 1892. — Schellenberg, Beiträge zur Kenntnis vom Bau und Funktion der Spaltöffnungen. Daselbst, 1896.

Schon Leitgeb hat (l. c.) gezeigt, daß, wenn man trockenen, auf den Objektträger gebrachten Oberflächenschnitten der Blattlamina unserer Pflanze Wasser zusetzt, im ersten Augenblick sofortiger Verschluß der Zentralspalten erfolgt. Später werden diese geöffnet, »wenn durch Verdunstung des Wassers die Nebenzellen wieder wasserärmer werden« (l. c., S. 156).

Mag nun diese Erklärung Leitgeb's richtig sein oder nicht, jedenfalls folgt aus der weiteren, schon von ihm beobachteten unzweifelhaften Tatsache, daß während des Spaltenverschlusses die Gesamtbreite des Apparates (inklusive Nebenzellen) vollkommen gleich bleibt, die Nebenzellen dagegen an Breite bedeutend zunehmen, daß der gesteigerte Turgor derselben, wenn auch nicht gerade ausschließlich, so doch wesentlich am Spaltenverschlusse aktiv beteiligt ist. Weiters geht aus der zeitlichen Aufeinanderfolge von Spaltenverschluß und Spaltenöffnung hervor, daß die Nebenzellen jedenfalls für Reize, welche von den Turgor beeinflussenden äußeren Faktoren ausgehen, weitaus empfindlicher sind als die Schließzellen. Nun wissen wir sowohl aus den Untersuchungen Leitgeb's als denen anderer Autoren,[1] daß die Schließzellen im allgemeinen gegen die verschiedensten äußeren Einflüsse ungleich widerstandsfähiger sind als die übrigen Epidermiszellen. Angesichts dessen kann es daher nicht befremden, daß die für die oben erwähnten Reize so empfindlichen Nebenzellen durch dauerndes Untergetauchtsein früher und folgenschwerer betroffen werden als die widerstandsfähigeren Schließzellen. Worin diese Beeinflussung im speziellen besteht, festzustellen, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Wie bereits erwähnt, fand ich den Hinterhof niemals durch engen Anschluß der hinteren Cuticularleisten verschlossen, was auf der Blattlamina häufig der Fall ist, wo diese dann allein den Verschluß übernehmen.[2]

---

[1] Vergl. Kindermann, Über die auffallende Widerstandskraft der Schließzellen gegen schädliche Einflüsse. Diese Sitzungsber., CXI, Abt. I, 1902.

[2] Vergl. Haberlandt, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. II. Die Spaltöffnungen der Schwimmpflanzen. »Flora«, 1887, Nr. 7, Taf. II, Fig. 3 und Text. S. A., S. 7.

Ein derartiger Verschluß wäre auch im vorliegenden Falle gänzlich überflüssig, da jedes Eindringen von Wasser in die Atemhöhle durch Verwachsung der Eisodialöffnung allein wirksam verhindert ist.

Außer den beschriebenen Spaltöffnungen, welche die überwiegende Mehrzahl der allerdings überhaupt nur sehr zerstreut auftretenden derartigen Apparate bilden, fand ich auch vereinzelt solche, deren Eisodialöffnung und Zentralspalte weit geöffnet waren. Diese zeigten ausnahmslos eine oder beide Nebenzellen abgestorben. Auch der Hinterhof war meist geöffnet. Der Gesamtumriß des Apparates war beinahe kreisrund, ja in einem Falle sogar querelliptisch.

Oenanthe aquatica (L.) Lam.

(Taf. I, Fig. 6.)

Am untersten, dauernd untergetauchten Teil des Stammes dieser Pflanze fand ich ausnahmsweise neben den im folgenden Abschnitte besprochenen, in verschiedenem Grade reduzierten Spaltöffnungen einen Apparat, welcher am Querschnitte das für *Potamogeton* geschilderte Verhalten zeigte (vergleiche Abbildung). Auch hier waren Zentralspalte und Hinterhof weit geöffnet. Die bei dieser Art überhaupt geräumigere Atemhöhle war normal entwickelt, nur der den Vorhof überwölbende Cuticularwall niedriger und breiter.

Alisma Plantago L.

(Taf. II, Fig. 5 bis 9.)

Auch für diese Art, welche in der untersten, dauernd untergetauchten Region des Blattstieles regelmäßig die im IV. Abschnitte genauer besprochenen Verschlußeinrichtungen zeigt, bildet vollständige Verwachsung der Eisodialöffnung einen sehr seltenen Ausnahmsfall. Im Gegensatze zu den früher beschriebenen Fällen waren die Schließzellen mit ihren Bauchwänden eng aneinander gedrückt und zwar an frischen, im Wasser beobachteten Schnitten. Der Hinterhof war durch engen Anschluß, beziehungsweise Übereinandergreifen der hinteren

Cuticularleisten fast ganz verschlossen, die Atemhöhle dagegen normal entwickelt. Der für die mit eigenen Verschluß-einrichtungen versehenen Schließzellen der später besprochenen Arten konstante Höhenunterschied denen des normalen Apparates gegenüber machte sich auch hier geltend (vergleiche Fig. 5 mit Fig. 3, letztere den normalen Apparat darstellend). Die Nebenzellen waren normal entwickelt.

Mit diesem Querschnittsbilde stimmte auch die Oberflächen-ansicht vollkommen überein (Fig. 6 bis 9). Bei hoher Einstellung finden wir nämlich in dem mittleren, der Eisodialöffnung entsprechenden Teile des Apparates einen durch seinen seitlichen Schatten besonders plastisch hervortretenden breiteren Längswall, welcher der mittleren Cuticularerhebung der Querschnittsansicht entspricht (Fig. 6), rechts und links von diesem und mit ihm parallel laufend je einen schmäleren, der am Fuße des Mittelwalles auftretenden kleineren, seitlichen Erhebung entsprechenden Seitenwall. Bei etwas tieferer Einstellung verschwindet der Mittelwall, dessen Wände jetzt besonders deutlich in der Profilansicht hervortreten und den in die mittlere Erhebung hineinreichenden Teil des Vorhofes zwischen einander freilassen (in der Abbildung dunkel gehalten). Diese Wände weichen bei weiterem Senken des Tubus dem seitlichen Abfalle des Mittelwalles entsprechend auseinander, bis schließlich das Maximum der Vorhofweite erreicht ist (Fig. 8). Nähern wir uns der medianen Einstellung, so nähern sich die Seitenwände wieder, um sich schließlich bei genau medianer Einstellung eng aneinander zu legen (Fig. 9).

Unter den in diesem Abschnitte besprochenen Pflanzen stellt also die einheitliche Verwachsung der Eisodialöffnung seitens der Cuticula bloß für den Schwimmblattstiel von *Potamogeton natans* das gewöhnliche Verhalten dar, während sie für *Oenanthe aquatica* und *Alisma Plantago* immer einen seltenen Ausnahmsfall bedeutet. Aber gerade für *Potamogeton* fällt diese Schutzeinrichtung umsomehr ins Gewicht, als diese Pflanze bei dem aktiven Anteil ihrer gerade am untergetauchten Apparate meist abgestorbenen Nebenzellen am Bewegungsmechanismus desselben über kein anderes Mittel verfügt, das Eindringen des

Wassers zu verhindern, während die beiden anderen, wie später gezeigt wird, dieses Ziel auf verschiedene Weise erreichen.

III. Histologisch weitgehend rückgebildete Spaltöffnungen.

Oenanthe aquatica (L.) Lam.

(Taf. I, Fig. 7 bis 13; Taf. II, Fig. 2.)

Während bei den übrigen daraufhin untersuchten Gewächsen weitgehende histologische Rückbildungserscheinungen des Spaltöffnungsapparates selbst an den dauernd untergetauchten Organen nur vereinzelt auftreten und die Rückbildung dann meist nur einen geringen Grad erreicht, sind dieselben für *Oenanthe aquatica* geradezu charakteristisch und erreichen hier ihren Höhepunkt. Diese Pflanze, welche auch in der untersten, konstant untergetauchten Region des Stammes regelmäßig noch vereinzelt Spaltöffnungen entwickelt und, wie der tatsächliche Befund zeigt, in der Regel nicht imstande ist, spezieller differenzierte Verschlußeinrichtungen auszubilden,[1] findet in der möglichst weitgehenden histologischen Rückbildung des Apparates das beste, ihr erreichbare Mittel, das Eindringen des Wassers in die Interzellularräume des Stammes möglichst zu verhindern. Alle übrigen Versuche der Pflanze, diesen Zweck auf anderem Wege zu erreichen — wie der gelegentliche Verschluß der Zentralspalte oder des Hinterhofes durch Aneinanderlegen der Bauchwände, beziehungsweise hinteren Cuticularleisten der Schließzellen — treten diesem Mittel gegenüber nicht nur qualitativ in der Wirkung, sondern numerisch in der Häufigkeit ihres Auftretens weit zurück. Es ist sehr interessant zu sehen, wie in der erwähnten Region und nur in dieser an ein und demselben Stammteile sozusagen als Ergebnis des Kampfes zwischen Vererbung und Anpassung alle Stadien der Rückbildung des Apparates in geschlossener Übergangsreihe zu verfolgen sind. Ja selbst die Ausbildung der Atemhöhle, welche auch bei den im folgenden

[1] Denn die im vorigen Abschnitte geschilderte Überwachsung der Eisodialöffnung stellt nur einen sehr seltenen Ausnahmsfall dar.

Abschnitte besprochenen, mit den am weitestgehenden veränderten, beziehungsweise als Verschlußapparate angepaßten Spaltöffnungen versehenen Pflanzen ausnahmslos normal entwickelt ist, kann hier unterbleiben.

Bevor ich auf die ausführliche Schilderung der verschiedenen Rückbildungsgrade eingehe, von denen ich bloß die Hauptetappen der Reduktion des Apparates vorführe, mag erwähnt sein, daß neben den weitgehend rückgebildeten auch gelegentlich normal gebaute, aber physiologisch insoferne abweichende Spaltöffnungen ausgebildet werden, als dieselben gänzlich unbeweglich, selbst unter Wasser dauernd offen bleiben. Sie sind klein, im Umrisse kreisrund mit ebenso geformter Eisodialöffnung.[1] Neben diesen treten vereinzelt auch solche auf, welche bei offener Eisodialöffnung und Zentralspalte selbst an frischen, im Wasser beobachteten Schnitten den Hinterhof durch Aneinanderlegen der hinteren Cuticularleisten verschlossen zeigen. Am Querschnitt bekommen wir in diesem Falle das durch die Untersuchungen Haberlandt's[2] für die Spaltöffnungen der Schwimmblattlamina von *Potamogeton natans* bereits bekannte Bild.

Das erste Stadium der histologischen Rückbildung wird durch die Fig. 7 und 8 auf Taf. I dargestellt. Die eine der beiden Schließzellen, selbst die Eisodialöffnung ist normal entwickelt, die andere abgestorben, kollabiert, ihre Membran gebräunt, unregelmäßig verdickt und von abweichendem Umrisse, (Fig. 7). Die Querschnittsansicht Fig. 8 stellt rechts eine normal gebaute, links die rückgebildete Schließzelle dar. Das Lumen der letzteren ist für mediane Einstellung ausgezogen, für tiefere Einstellung punktiert gezeichnet. Im vorliegenden Falle war sowohl Eisodial- als Opisthialöffnung durch Vor-, beziehungsweise Hinterhofleisten verschlossen. An dem in Fig. 7 dargestellten Apparate ergab sich bei Tiefeneinstellung Verschluß des Hinterhofes.

---

[1] Ganz dasselbe Verhalten fand Haberlandt für die rückgebildeten Spaltöffnungen des Sporogons von *Splachnum ampullaceum*. Vergl. »Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose«. Pringsheim's Jahrb., XVII, 1886, S. 473 und Fußnote 2, und Taf. XXVI, Fig. 11.

[2] L. c., 1887, Taf. II, Fig. 3. Vergl. Text S. A., S. 7.

Ein weiteres Rückbildungsstadium zeigt Fig. 9, wo auch die Bildung der Eisodialöffnung unterblieb. Die Tiefeneinstellung ergab eine an Größe allerdings reduzierte Atemhöhle. Fig. 10 stellt zwei abgestorbene Schließzellen dar, deren unregelmäßige Gestalt bei dem Mangel eines eigenen Turgors derselben aus dem seitlichen Überdrucke der Nachbarzellen resultiert. Beide Zellen lassen zwischen einander einen sehr feinen Spalt frei, welcher der rudimentären Ausbildung der Eisodialöffnung entspricht. Hier war die Atemhöhle bereits als kleiner Interzellularraum rückgebildet. Ein ähnliches Stadium, aber ohne Andeutung einer Eisodialöffnung und mit normal entwickelter Atemhöhle stellt Fig. 1 auf Taf. II dar. Das Querschnittsbild entspricht hier der genau medianen Einstellung. Auch bei höherer oder tieferer Einstellung war jede Kommunikation der Atemhöhle mit dem äußeren Medium durch vollständige Verwachsung unterbrochen. Beide Schließzellen sind abgestorben, ihre Membran stark verdickt, die rechte Zelle, ihrer unregelmäßigen Gestalt entsprechend, an zwei Stellen angeschnitten, die Cuticula zwischen beiden bis in die Atemhöhle differenziert. Die Nebenzellen führen wie auch die subepidermalen Zellen des Stammes dieser Art spärlich Chlorophyllkörner.

Vollständige Rückbildung der Atemhöhle[1] zeigt Taf. I, Fig. 12. Die beiden abgestorbenen, doppelt angeschnittenen Schließzellen sind bei dem ersten Versuche der Differenzierung der Vorhofleisten stehen geblieben. Die Cuticula reicht bis zu jener Stelle, wo unter normalen Verhältnissen die Zentralspalte auftritt.

In allen bisher erwähnten Fällen war selbst bei frühzeitigem Absterben der Schließzellenanlagen wenigstens die Teilung der Urmutterzelle des Apparates eingeleitet. Doch auch diese kann unterbleiben, wie Fig. 11 auf Taf. I zeigt. Die Mutterzelle stirbt ab, bevor sie durch Teilung die erste Anlage der Schließzellen gebildet hat. Wir haben dann eine kollabierte Zelle von unregelmäßiger Gestalt und verdickter gebräunter Membran vor uns, welche zwischen die benachbarten Epidermiszellen wie ein-

[1] Dasselbe zeigen nach Haberlandt die weitgehend rückgebildeten Spaltöffnungen der Sphagnumkapsel (vergl. l. c., 1886, Taf. XXVI, Fig. 23).

gekeilt erscheint. Begreiflicherweise kann jede andere frühzeitig abgestorbene Epidermiszelle aus rein physikalischen Gründen im wesentlichen dieselben Eigenschaften zeigen, gleichgültig, zu welcher späteren Differenzierung dieselbe auch ihrer Anlage nach bestimmt war. Es frägt sich daher, welche Kriterien uns im vorliegenden Falle berechtigen, eine derartig aussehende Zelle als frühzeitig abgestorbene Mutterzelle eines Spaltöffnungsapparates aufzufassen. Es sind dies die folgenden: zunächst die vollkommen geschlossene Übergangsreihe der in verschiedenem Grade reduzierten Apparate; weiters die bei Tiefeneinstellung gelegentlich noch nachweisbare, allerdings an Größe stark rückgebildete Atemhöhle. Diese Tatsache fällt umsomehr ins Gewicht, als, wie die vergleichende Untersuchung zahlreicher Querschnitte ergab, die unmittelbar unter den Epidermiszellen liegenden subepidermalen Zellen ausnahmslos mit diesen in lückenlosem Verbande stehen, derart, daß beim Durchmustern der Querschnitte auf Spaltöffnungen hin jeder Interzellularraum als bequemer diesbezüglicher Hinweis dienen kann; schließlich das Fehlen derartiger Zellen im obersten, dauernd in Luft befindlichen Teile der Stammepidermis. Selbstverständlich will damit nicht gesagt sein, daß alle in der untersten untergetauchten Region des Stammes unserer Pflanze gelegentlich auftretenden Zellen mit solchen Eigenschaften in diesem Sinne zu deuten sind.

Doch selbst mit der bloßen Ausbildung der Mutterzelle des Apparates hat die Rückbildung seiner Anlage noch nicht ihren Höhepunkt erreicht. Nicht selten bleibt die Pflanze bei den ersten vorbereitenden Zellteilungen stehen, die der Bildung der Mutterzelle vorausgehen. Diese sind in unserem Falle umso sicherer als solche zu erkennen, als die großen, in der Oberflächenansicht fast isodiametrischen, polygonalen, sechs- oder viereckigen Epidermiszellen in ziemlich regelmäßigen Längsreihen am Stamme verlaufen, in denen derartige Zellteilungen distinkte Inseln bilden, deren Identität mit den in der Umgebung normal entwickelter Spaltöffnungen auftretenden gleichen Erscheinungen leicht durch den Vergleich festzustellen ist, (vergleiche Taf. I, Fig. 11, wo der gesamte mittlere, aus fünf

Zellen bestehende Zellkomplex aus einer einzigen Dermatogenzelle hervorgegangen ist. Ober- und unterhalb desselben sind die Ansatzstellen der in der Reihe folgenden Zellen zu sehen).

Zum Schlusse noch einige Worte über die in den Abbildungen 7, 9 und 10 auf Taf. I wiedergegebene Cuticularstreifung der Nachbarzellen. Ich fand dieselbe bei Reduktion einer Schließzelle häufig an der dieser seitlich direkt angrenzenden Zelle (Fig. 7) oder einer (Fig. 9) bis sämtlichen direkten Nachbarzellen, bei bloßer Ausbildung der Mutterzelle des Apparates an mehreren oder häufiger an allen direkten Nachbarzellen (Fig. 10). In allen Fällen laufen die Streifen direkt auf den Apparat zu. Über die Bedeutung dieser Erscheinung läßt sich vorläufig nichts Bestimmtes aussagen.[1]

Ein Rückblick über das von *Oenanthe aquatica* in diesem Abschnitte Gesagte ergibt also, daß diese Pflanze in der möglichst weitgehenden histologischen Rückbildung des Apparates das beste Mittel besitzt, das Eindringen von Wasser zu verhindern. Daß diese Erscheinung wirklich sozusagen der Ausdruck eines Kompromisses zwischen Vererbung und Anpassung ist, beweist die Tatsache, daß im obersten, konstant der Luft ausgesetzten Teile des Stammes Rückbildungserscheinungen des Spaltöffnungsapparates in der Regel überhaupt fehlen oder in den seltenen Fällen ihres Auftretens über die teilweise Reduktion einer Schließzelle nicht hinausgehen, während sie im untersten, dauernd untergetauchten Teile desselben nicht nur graduell bis zum Maximum der erreichbaren Reduktion schreiten,

[1] Bemerkenswert ist, daß dieselbe an Stammteilen von $3\,^1/_2$ bis 4 *cm* im Durchmesser ausschließlich an den bezeichneten Zellen, an einem jüngeren Stamme von bloß 1 *cm* Dicke an sämtlichen Epidermiszellen auftrat. Im letzteren Falle war in der Mitte fast jeder Zelle ein warzenförmiger Höcker ausgebildet, von dessen Spitze die Cuticularfalten über die ganze Zelle strahlig herabliefen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß der Verlust der Streifung an den Epidermiszellen der dickeren, älteren Stammteile auf einem Ausgleiche der Cuticularfalten infolge der durch das Dickenwachstum bewirkten peripheren Spannung beruht. Ich behalte mir vor, auf diese Erscheinung in einer späteren Mitteilung zurückzukommen.

sondern auch numerisch die histologisch normal entwickelten Apparate weit überwiegen.

Sagittaria montevidensis Cham. et Schlecht.

(Taf. II, Fig. 10.)

Im Anschlusse an die eben für *Oenanthe* geschilderten Tatsachen sei ein Fall histologischer Rückbildung aus der untersten, dauernd untergetauchten Region des Blattstieles der oben angeführten Art erwähnt. Diese Pflanze, welche, wie im folgenden Abschnitte gezeigt werden wird, in der bezeichneten Region Spaltöffnungen mit eigenen Verschlußeinrichtungen ausbildet, zeigt nur ausnahmsweise weitgehende histologische Rückbildungserscheinungen[1] des Apparates. Im vorliegenden Falle war die rechte Schließzelle abgestorben, die Bauchwand außergewöhnlich stark verdickt und ebenso wie die Rückenwand gebräunt, ihr Lumen auf einen Spalt reduziert. Es fehlte jede Differenzierung von Vorhofleisten, die Cuticula zog über den durch Verwachsung der Bauchwände beider Schließzellen gebildeten Zellulosepfropf einheitlich hinweg. Der fehlende Vorhof war durch einen feinen Spalt schwach angedeutet. Ein besonderes Interesse verdienen die Innenwände. Nicht nur an der linken, weiter entwickelten, sondern auch an der rechten Schließzelle waren trotz der sonstigen weitgehenden Rückbildung derselben die Hinterhofleisten sowohl ihrer Gestalt nach als, wie die Chlorzinkjodreaktion zeigte, auch chemisch differenziert. Die Cuticula erstreckte sich noch in einen Teil der normal entwickelten Atemhöhle hinein.

IV. Bei abweichendem physiologischen Verhalten histologisch umgebildete Spaltöffnungen mit eigenen Verschlußeinrichtungen.

Die in diesem Abschnitte zu schildernden Fälle haben alle das eine gemeinsam, daß der mit großer Zähigkeit erblich fixierte

---

[1] Denn die weiter unten besprochene histologische Veränderung des Apparates ist keine bloße Rückbildung, sondern auch eine Umbildung in Anpassung an eine bestimmte Funktion.

Apparat zwar ausgebildet wird, aber außer seiner physiologischen Umstimmung auch durch sekundäre histologische Umbildung im Sinne eines Verschlußapparates nach außen möglichst unschädlich gemacht wird.

Um Wiederholungen zu vermeiden, bemerke ich gleich im vorhinein, daß mit Ausnahme von *Schoenoplectus lacustris*, wo der Stamm zur Untersuchung gelangte, sich alle im folgenden gemachten Angaben auf die dauernd untergetauchte Region des Blattstieles beziehen.[1] Wie bereits zu Beginn des Abschnittes I hervorgehoben wurde, hat sich die Pflanze in der weitgehenden Umbildung des Apparates an eine durchschnittliche Niveauhöhe gehalten, die für sie als Normalzustand in erster Linie in Betracht kommt.

Demgemäß finden sich auch an den Luftblattstielen in der obersten, nur bei höherem Wasserstande untergetauchten Region normal gebaute und normal funktionierende Spaltöffnungen und, je mehr man sich dem durchschnittlichen Niveau nähert, desto zahlreichere Übergänge zu den im folgenden geschilderten Spaltöffnungen treten auf. Das erste Stadium der Umbildung besteht zunächst bloß in der physiologischen Umstimmung der Schließzellen, welche bei sonst normalem histologischen Bau auch im lebenden Zustande die Zentralspalte verschlossen zeigen. Indem die Stomata nach unten zu immer seltener werden, erweisen sie sich immer mehr histologisch umgebildet, bis sie schließlich im untersten Drittel des Blattstieles, wo sie überhaupt nur sehr vereinzelt auftreten, die im folgenden geschilderten Verschlußeinrichtungen in vollendetster Ausbildung zeigen. In einem gewissen Abstande vom Boden hören sie dann überhaupt auf. Allen, auch den histologisch am weitestgehenden umgebildeten ist die normale Entwicklung der Atemhöhle gemeinsam.

In Übereinstimmung mit dem eben Gesagten bestand die Untersuchungsmethode darin, daß von den möglichst tief abgeschnittenen Blattstielen, an denen die obere Grenze des Wasserstandes durch einen farbigen Strich bezeichnet wurde,

---

[1] Und zwar bloß bei *Polygonum amphibium* das oberste, bei allen übrigen Formen das unterste Drittel derselben.

zunächst von der Schnittfläche nach aufwärts zahlreiche Oberflächenschnitte angefertigt wurden, so lange, bis in einem derselben die erste Spaltöffnung auftrat. Dann wurden von der Höhe derselben nach aufwärts Freihandquerschnitte gemacht und auf Spaltöffnungen untersucht. Dies wurde so lange fortgesetzt, bis der farbige Strich erreicht war. Selbstverständlich verblieb, da diese ziemlich mühsame Methode für einen Blattstiel mehrere Tage beanspruchte, dieser für die Zeit der Untersuchung bis zu der durch den Strich markierten Höhe unter Wasser. Dasselbe gilt für den Stamm von *Schoenoplectus lacustris.* Um mir ein sicheres Urteil über die allgemeine Gültigkeit der auf diesem Wege gewonnenen Ergebnisse bilden zu können, wurden von jeder Art mehrere Blattstiele verschiedener Individuen von verschiedener Herkunft untersucht. Die Schnitte wurden in Alkohol fixiert und, wenn nötig, mit Eau de Javelle aufgehellt. Die Beweglichkeit der Schließzellen wurde an frischen Schnitten studiert. Für das Studium der Membrandifferenzierung bewährte sich in kritischen Fällen als Färbemittel am besten das Delafield'sche Hämatoxylin.

Alisma Plantago L.

(Taf. II, Fig. 3 und 4.)

Die histologische Umbildung des normal untergetauchten Apparates geht am besten aus einem Vergleiche der beiden Fig. 3 und 4 hervor. Fig. 3 stellt den Querschnitt durch den normalen Apparat aus dem obersten, grünen, auch bei hohem Wasserstande dauernd in Luft befindlichen Teile des Blattstieles dar, Fig. 4 den untergetauchten dar. Zunächst fällt die größere Höhe der Schließzellen des letzteren im Verhältnis zur Breite dem ersteren gegenüber auf, eine Erscheinung, die auch für die meisten folgenden Arten gilt (vergleiche Taf. II, Fig. 11 mit 14, 16 mit 15, Taf. III, Fig. 2 und 5, 8 und 7, 18 und 20). Weiters sind die bei dieser wie auch bei den folgenden Arten unbeweglichen Schließzellen auch im lebenden Zustande mit den Bauchwänden fest aneinandergedrückt, wodurch ein intimer Verschluß der Zentralspalte bewirkt wird. Das auffallendste und für den untergetauchten Apparat charakteristischeste Merkmal

liegt jedoch in dem Verschlusse der Eisodial- und Opisthialöffnung. Die beiden Vorhofleisten schließen nämlich enge aneinander an und lassen nur einen äußerst schmalen Kanal zwischen einander frei. Dabei erfolgt der gegenseitige Anschluß so ausgiebig, daß die eine Leiste durch die andere schief nach aufwärts umgebogen wird, wodurch ein schiefer Kanal zustande kommt. Auch die Hinterhofleisten legen sich entweder in gleicher Höhe direkt enge aneinander (vergleiche Fig. 4) oder sie greifen, wie in dem in Fig. 5 dargestellten Falle übereinander. Bei dem engen Anschlusse beider Zellen kann ein Rest des Vorhofes noch erhalten bleiben (Fig. 4) oder er ist auf einen Spalt von der Breite des durch die Vorhofleisten gebildeten reduziert. Mit dem eben geschilderten Querschnittsbilde stimmt auch die Oberflächenansicht des Apparates überein, indem bei höchster Einstellung etwas seitlich von der Mitte desselben parallel zur Längsachse ein sehr feiner dunkler Strich auftritt, welcher dem schmalen Spalte der Eisodialöffnung entspricht. Die seitliche Verschiebung desselben ergibt sich aus der Umbiegung der einen Vorhofleiste.

Jedenfalls haben wir es hier, wie aus dem Gesagten hervorgeht, mit einem Spaltöffnungsapparate zu tun, der in Anpassung an seine nunmehr ausschließliche Funktion, einen möglichst ausgiebigen Verschluß der Atemhöhle nach außen zu erzielen, in hohem Grade histologisch umgebildet ist.

Sagittaria montevidensis Cham. et Schlecht.

(Taf. II, Fig. 11 bis 14.)

Die eben für *Alisma* geschilderten Verhältnisse wiederholen sich im wesentlichen auch bei dieser Art. Auch hier sind die Schließzellen des untergetauchten Apparates (Fig. 11) höher als die des normalen (Fig. 14). Aber der Verschluß erfolgt hier noch radikaler, indem der zwischen den Bauchwänden derselben frei gelassene, äußerst schmale Kanal nur bei schärfster medianer Einstellung einen Augenblick sichtbar ist; bei der geringsten Veränderung derselben nach oben oder unten zu bekommt man die in den Fig. 12 und 13 dargestellten Bilder, nämlich Verwachsung der Bauchwände in der Vor- oder

Hinterhofregion oder in beiden. Da diese Ansichten zwischen der polaren und medianen Einstellung auftreten, so folgt daraus, daß die Verwachsung der Schließzellen unter der Eisodialöffnung noch etwas über die Pole gegen die Mitte des Apparates zu reicht. Besonders klar tritt dieses Verhältnis am Hinterhofe hervor, wo die miteinander verwachsenen Cuticularleisten einen letzten Rest des Hinterhofes zwischen einander freilassen können (Fig. 13). Aber auch in jenen Fällen, wo sie bloß eng aneinander schließen, ist der Verschluß sehr ausgiebig, indem sich je ein Vorsprung der einen Leiste einer entsprechenden Einsenkung der anderen dicht anschmiegt (Fig. 12). *Alisma* gegenüber bedeutet mithin die Verschlußeinrichtung unserer Pflanze einen merklichen Fortschritt.

Sagittaria sagittifolia L.

(Taf. II, Fig. 15 und 16.)

Für diese Art gilt in allen wesentlichen Punkten das für die vorhergehende Gesagte, nur ist hier der untergetauchte Apparat dem deutlich erhabenen normalen gegenüber als schwach eingesenkt zu bezeichnen (vergleiche Fig. 16 mit 15), während in dieser Beziehung bei der früheren Art kein regelmäßiger Unterschied besteht, wenn auch im einzelnen Variationen eintreten können. Interessant ist der in Fig. 16 dargestellte Querschnitt, welcher einem an der oberen Grenze der untergetauchten Region gelegenen Apparate angehörte und für diese Art das Maximum der Öffnungsweite der Zentralspalte in der bezeichneten Region darstellt. Der Verschluß der Eisodialöffnung war durch starke Verdickung der beiden Vorhofleisten erleichtert, was gleichzeitig eine bedeutende Reduktion des Vorhofes zur Folge hatte. Dagegen war die Zentralspalte ziemlich weit geöffnet, die Opisthialöffnung dagegen durch die hier zwar dünneren, aber entsprechend breiteren Hinterhofleisten merklich eingeengt. Bei höherer oder tieferer Einstellung zwischen den Polen traten ganz ähnliche Bilder wie die in Fig. 12 und 13 dargestellten auf.

Calla palustris L.

(Taf. III, Fig. 1 bis 5.)

Bei dieser und der folgenden Art bilden die Vor- und Hinterhofleisten nicht nur wie bei den vorhergehenden durch die Art ihres gegenseitigen Anschlusses eine ausgezeichnete Verschlußeinrichtung, sondern erscheinen jenen des normalen Apparates gegenüber auch in ihrer Entwicklung mächtig gefördert, wie ein Vergleich der Fig. 1 und 2 (untergetauchter Apparat) mit 5 (normaler Apparat) ergibt. Auch hier wird durch enges Übereinanderlegen der Vorhofleisten ein enger schiefer Kanal gebildet, nur erscheint die von der anderen gedeckte Leiste nicht hinauf, sondern herabgebogen (vergleiche Fig. 1 und 2). Dagegen ist die Zentralspalte meist offen. Ein wirksamerer Verschluß kommt dagegen der Opisthialöffnung zu. Die mächtig entwickelten Hinterhofleisten (vergleiche besonders Fig. 2 bis 4), welche nicht selten gegen die Zentralspalte hinauf gekrümmt sind (Fig. 1), sind fest aneinander gelegt und lassen nur bei genau medianer Einstellung einen äußerst feinen Kanal zwischen einander frei (Fig. 1, 2, 4); bei einer Zwischeneinstellung zwischen dieser und der polaren sind sie miteinander direkt verwachsen (Fig. 3). So wird durch den Verschluß der mächtig geförderten Hinterhofleisten das wiedergewonnen, was der Apparat an Wirksamkeit durch die Öffnung der Zentralspalte und den bei dieser Pflanze nicht selten verhältnismäßig weniger ausgiebigeren Eisodialverschluß verliert.

Menyanthes trifoliata L.

(Taf. III, Fig. 6 bis 8.)

Bei dieser Art ist der Höhenunterschied zwischen den Schließzellen des untergetauchten Apparates und jenen des normalen noch auffallender als bei der vorhergehenden, wie ein Vergleich der Fig. 6 und 7 mit 8 zeigt. Besonders verkürzt erscheinen an letzterem die Bauchwände den Rückenwänden gegenüber. Auch hier ist für den umgebildeten Apparat die mächtige Förderung der Vorder- und besonders der Hinterhofleisten charakteristisch (vergleiche Fig. 6 und 7 mit 8). Der

Vorhofverschluß erfolgt durch enges Aneinander- (Fig. 6) oder Übereinanderlegen der Vorderleisten. Im ersteren Falle erscheint in der Oberflächenansicht bei höchster Einstellung ein sehr schmaler, dem Zwischenraum zwischen beiden Leisten entsprechender Spalt. Der Hinterhof wird entweder durch engen Anschluß der beiden hinteren Leisten (Fig. 6) oder aber durch vollständige Verwachsung[1] derselben verschlossen. Im letzteren Falle ist selbst bei genau medianer Einstellung kein Kanal zwischen den beiden hinteren Leisten nachweisbar (Fig. 7). Dagegen ist die Zentralspalte meist mehr oder weniger weit geöffnet.

Wie die gelegentliche vollständige Verwachsung der hinteren Cuticularleisten zeigt, ist diese Art im Verschlusse des Hinterhofes bei sonst im allgemeinen gleichen Verschlußeinrichtungen um einen Schritt weitergegangen als die vorige.

Schoenoplectus lacustris (L.) Palla.

(Taf. III, Fig. 9 bis 14.)

Von dieser Pflanze gelangte, wie bereits erwähnt, der Stamm zur Untersuchung. Die nach dem Gramineentypus gebauten Spaltöffnungen treten hier in ziemlich regelmäßigen Längsreihen zwischen den subepidermalen Bastgurtungen auf und zwar werden sie in dem obersten, dauernd in Luft befindlichen Teile des Stammes von 1 bis 2, seltener 3 Epidermiszellen unterbrochen. Je weiter man jedoch von oben nach unten am Stamme vorrückt, desto mehr Epidermiszellen werden zwischen je zwei aufeinanderfolgende Spaltöffnungen eingeschaltet, bis diese im untersten, konstant untergetauchten Teile desselben nur sehr selten auftreten, um schließlich von einer bestimmten Entfernung vom Boden an ganz aufzuhören.

Der konstant untergetauchte Apparat unterscheidet sich schon in der Oberflächenansicht auf den ersten Blick merklich von dem normalen. Zunächst ist seine Gesamtbreite inklusive Nebenzellen etwas größer als die des normalen (vergleiche Fig. 10, welche den untergetauchten, mit Fig. 9, welche den

[1] In dem oben S. 108 angegebenen Sinne gemeint.

normalen Apparat darstellt). Weiters sind beide Schließzellen zusammengenommen etwas breiter. Da nun die Eisodialöffnung des untergetauchten Apparates, wenn sie überhaupt geöffnet ist, gewöhnlich bloß ein Drittel der Breite jener des normalen besitzt, resultiert auch für die einzelne Schließzelle des ersteren eine größere Breite. Dagegen steht ersterer dem letzteren an Länge etwas nach (vergleiche Abbildung). Ein Vergleich der beiden zitierten Abbildungen gewinnt umso mehr an Interesse, als beide Apparate bei maximaler Eisodialöffnungsweite in nahezu gleicher Vergrößerung dargestellt sind. Wenn man weiters bedenkt, daß die in Fig. 10 abgebildete Eisodialöffnung 1140fach vergrößert ist und die seitliche Abgrenzung derselben durch schwer benetzbare Cutinleisten hergestellt ist, erscheint wohl selbst bei schwach geöffneter Zentralspalte jedes Eindringen des Wassers wirksam verhindert. Ein Vergleich der beiden Oberflächenansichten liefert weiters das interessante Ergebnis, daß die polare Verwachsung der Schließzellen am untergetauchten Apparate viel weiter gegen die Mitte derselben reicht als am normalen, wodurch selbst bei maximaler Öffnungsweite der Eisodialöffnung der Spielraum derselben beträchtlich eingeschränkt wird. Nach dem Gesagten weist der untergetauchte Apparat schon in seiner Oberflächenansicht eine auf Rechnung der Anpassung an den möglichst ausgiebigen Verschluß der Atemhöhle gegen das flüssige Medium zu setzende weitgehende histologische Umbildung auf.

In physiologischer Hinsicht ist der beinahe regelmäßige Verschluß der Zentralspalte auch an frischen, im Wasser beobachteten Schnitten hervorzuheben. Dabei kann die Eisodialöffnung schwach geöffnet oder, was häufiger der Fall ist, bis auf einen äußerst feinen Spalt verschlossen sein (vergleiche Fig. 11). Die hinteren Cuticularleisten können enge aneinander gedrückt sein (Fig. 11) oder einen typischen Hinterhof zwischen einander frei lassen.

Mit den eben geschilderten Differenzierungen hat jedoch die Umbildung des Apparates noch nicht ihren Höhepunkt erreicht. Wie aus der erwähnten, weiter gegen die Mitte der Schließzellen reichenden Verwachsung derselben hervorgeht,

tritt deutlich das Bestreben zutage, zu jener Verschlußeinrichtung zu greifen, welche nicht nur am promptesten wirkt, sondern auch allem Anscheine nach am einfachsten zu erreichen wäre, nämlich zur gänzlichen Verwachsung der Eisodialöffnung. Aber gerade dieser scheinbar kürzeste und leichteste Weg scheint der Pflanze der schwierigste zu sein. Die Bildung eines Spaltes zwischen den beiden Schließzellen ist eben als phylogenetisch sicherlich erster und ältester Schritt[1] zur Differenzierung des Spaltöffnungsapparates mit der inneren Anlage desselben so innig verbunden und hochgradig erblich fixiert, daß die Pflanze unter Umständen eher befähigt ist, auf dem Umwege einer weitgehenden histologischen Umprägung den Folgen der Ausbildung desselben zu begegnen als auf dem kürzeren Wege der Unterdrückung desselben. So auch hier. An den zahlreichen daraufhin untersuchten Apparaten fand ich bloß je zwei Fälle einer teilweisen und vollständigen Verwachsung der Eisodialöffnung, die beiden ersteren in Oberflächenansicht, von den zwei letzteren einen ebenso, den anderen in Querschnitt. In dem einen in Fig. 12 dargestellten Falle war die Eisodialöffnung bis auf sechs, in dem zweiten bis auf drei unregelmäßig gestaltete, mit rauhen Rändern versehene Poren verwachsen. Vollständige einheitliche Verwachsung zeigt in der Oberflächenansicht Fig. 13, im Querschnitte Fig. 14. Die Oberflächenansicht zeigte in der Medianlinie des Apparates eine einheitliche plastische Erhöhung, die bloß an den Polen die Mittellamelle in schwacher Andeutung erkennen ließ. Dagegen war in dem in Fig. 14 dargestellten Querschnitte die Verwachsungsstelle keineswegs durch eine partielle Erhebung charakterisiert, sondern die Cuticula zog über die schwach gewölbten Außenwände glatt hinweg. Bemerkenswert ist, daß auch hier noch deutlich ein Rest des Vorhofes in Form eines kleinen Spaltes nachweisbar

---

[1] In demselben Sinne sagt Haberlandt (Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, III, S. 475, Fußnote 1, Pringsheim's Jahrb., 17, 1886): »Offenbar hat man sich die phylogenetische Entstehung der Spaltöffnungen so vorzustellen, daß zuerst zwischen gewöhnlichen Epidermiszellen Spalten auftraten und daß dann später infolge des Bedürfnisses, diese Spalten öffnen und schließen zu können, die beiden betreffenden Epidermiszellen zu entsprechend gebauten Schließzellen umgestaltet wurden«.

war und der Hinterhof normale Entwicklung zeigte. Wie wir später sehen werden, kehren ganz dieselben Verhältnisse bei *Polygonum amphibium* wieder. Im allgemeinen können wir sagen, daß im Vergleiche zu den vorhergehenden Arten die Umbildung des untergetauchten Apparates bei *Schoenoplectus lacustris* merklich weiter gediehen ist.

Polygonum amphibium L. (Wasserform.)

(Taf. III, Fig. 15 bis 20.)

Die für *Schoenoplectus* als seltener Ausnahmszustand nachgewiesene vollständige Verwachsung der Eisodialöffnung seitens der Cuticula stellt für den Spaltöffnungsapparat der obersten untergetauchten Region des Schwimmblattstieles obiger Pflanze nicht nur das gewöhnliche Verhalten dar, sondern wird in ihrer Funktion überdies noch durch die Beteiligung der stark entwickelten vorderen Cuticularleisten an der Verschlußeinrichtung unterstützt. Und zwar geschieht dies in folgender Weise. Die denen des normalen Apparates gegenüber deutlich geförderten Vorderleisten (vergleiche die beiden Fig. 20 und 17, erstere den normalen, letztere den untergetauchten Apparat darstellend) sind enge miteinander verbunden und lassen zwischen einander nur selten einen bis zur Cuticula reichenden, sehr feinen Spalt frei, welcher den letzten Rest des ursprünglichen Vorhofes darstellt (Fig. 17); zumeist sind sie jedoch vollständig miteinander verwachsen (Fig. 19) oder der Spalt reicht weder bis zur Cuticula noch bis zur Zentralspalte, beziehungsweise der dieser entsprechenden Region (Fig. 18) wie in dem oben für *Schoenoplectus* geschilderten Spezialfalle (vergleiche Fig. 14).

Die Ausdehnung des Spaltes variiert dort, wo er überhaupt erhalten ist, wie aus der Oberflächenansicht hervorgeht. Bei höchster, der Eisodialöffnung entsprechender Einstellung tritt wie bei *Potamogeton natans* ein von der stark lichtbrechenden Cuticula überwachsenes, plastisches, elliptisches Feld auf. In manchen Fällen wird ein durch die Mittellinie desselben durchgehender hellerer Strich sichtbar, der dann einer mittleren, über dem Spalte gelegenen Erhebung der Cuticula entspricht, wie dies etwa am Querschnitte in Fig. 17 zum Ausdrucke gelangt.

Stellt man jedoch etwas tiefer ein, so tritt der Spalt in Form eines rötlich erscheinenden Striches von verschiedener Länge auf. Entweder nimmt er bloß die Mitte des elliptischen Feldes ein, kaum ein Drittel des Längendurchmessers desselben betragend (Fig. 16), oder er reicht weiter gegen die Verwachsungsstelle der beiden Schließzellen, ohne dieselbe zu erreichen (Fig. 15). Nur selten erstreckt er sich bis zu dieser.

Wie bei den übrigen, in diesem Abschnitte geschilderten Arten sind auch hier die Schließzellen gänzlich unbeweglich und jenen des normalen Apparates gegenüber im Verhältnisse zur Breite merklich höher (vergleiche Fig. 17 bis 19 mit 20). Die Zentralspalte ist ausnahmslos verschlossen. Weiters ist wichtig hervorzuheben, daß der Hinterhof bei medianer Einstellung am Querschnitte fast regelmäßig normal entwickelt ist (Fig. 17, 18), und ebensowenig unterscheiden sich für gewöhnlich die hinteren Cuticularleisten von jenen des normalen Apparates. Nur einmal fand ich dieselben an einem Querschnitte über ihr gewöhnliches Maß hinaus ausgebildet, wo sie in ihrer scharfen Zuspitzung, welche räumlich einer schneidigen Kante entspricht, an die ganz ähnliche für *Sagittaria sagittifolia* beschriebene, auf Taf. II, Fig. 16, dargestellte Bildung erinnern. Wie dort waren sie auch hier einander stark genähert. In der Regel wird jedoch, wie erwähnt, eine Verschlußeinrichtung für den Hinterhof nicht ausgebildet und ist auch im vorliegenden Falle gänzlich überflüssig, da durch den radikalen Verschluß der Eisodialöffnung, beziehungsweise des Vorhofes und der Zentralspalte allein die Atemhöhle gegen jedes Eindringen von Wasser wirksam geschützt ist.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, stellt uns der untergetauchte Spaltöffnungsapparat von *Polygonum amphibium* in seiner weitgehenden physiologischen und histologischen Differenzierung unter allen bisher beschriebenen Fällen insoferne den Höhepunkt der Umbildung desselben in Anpassung an seine Funktion als Verschlußapparat der Atemhöhle dar, als er in der Gesamtheit seiner Organisation eine Kombination fast sämtlicher Verschlußeinrichtungen darstellt, die zum Teile allein auf die einzelnen Arten verteilt

erscheinen, wie Unbeweglichkeit der Schließzellen *(Callitriche, Hippuris)*, Verwachsung der Eisodialöffnung *(Potamogeton,* ausnahmsweise *Alisma, Oenanthe)*, Förderung der vorderen Cuticularleisten *(Calla, Menyanthes)*, Verschluß der Zentralspalte *(Schoenoplectus)*. Zu all dem tritt als Neuerwerbung die gänzliche Verwachsung der Vorhofleisten hinzu, dagegen unterbleibt der unter diesen Umständen auch überflüssige Verschluß des Hinterhofes.

Zum Schlusse habe ich noch auf die interessante Verteilung der Spaltöffnungen am Blattstiele einzugehen. Macht man durch den Blattstiel des Luftblattes der Wasserform einen Querschnitt, so erscheint derselbe seitlich in zwei schmale, dünne, flügelartige Erweiterungen ausgezogen, welche in dem subepidermalen, an Interzellularräumen reichen Grundgewebe zahlreiche und große Chlorophyllkörner enthalten. Die grünen Zellen dieser beiden Assimilationsflügel weichen in ihrer eiförmigen bis fast kugeligen Gestalt von den gewöhnlichen Grundgewsbezellen des Blattstieles nicht ab, nur stehen sie etwas dichter als diese. Wie Oberflächenschnitte ergeben, liegen die Spaltöffnungen nicht unregelmäßig über den ganzen Blattstiel verteilt, sondern sind, dieser Differenzierung des Grundgewebes entsprechend, auf die Assimilationsflügel beschränkt. Der oberste, untergetauchte Teil des Schwimmblattstieles hingegen besitzt weder die seitlichen flügelartigen Erweiterungen noch ein subepidermales Assimilationsgewebe. Aber auch an diesem zeigen die Spaltöffnungen eine strenge Lokalisierung an die den Assimilationsflügeln des Luftblattstieles entsprechende Region. Der erste Schritt zur Rückbildung der Assimilationsfähigkeit des Blattstieles im Laufe seiner allmählichen Anpassung an das ausschließliche Wasserleben war die Rückbildung des Assimilationsgewebes. Dies war im vorliegenden Falle umso leichter, als die assimilierenden Zellen wahrscheinlich noch keine weitgehende histologische Differenzierung in Anpassung an ihre Funktion aufwiesen, indem sie sich von gewöhnlichen subepidermalen Grundgewebszellen

hauptsächlich durch den Besitz von Chloroplasten unterschieden, die Reduktion des Assimilationsgewebes in erster Linie also auf die Rückbildung der Chloroplasten hinauslief. Ungleich schwieriger jedoch muß die Rückbildung des Spaltöffnungsapparates sein, dessen Bildung nicht bloß eine weitgehende physiologische und histologische Differenzierung bestimmter Epidermiszellen, sondern auch die Kommunikation ihres Spaltes mit dem Durchlüftungssystem voraussetzt. Bei der innigen Wechselbeziehung zwischen der Anlage dieses Apparates und den Assimilationsgeweben wurden die Spaltöffnungen begreiflicherweise schon frühzeitig auf die assimilierende Region beschränkt und die Fähigkeit zur Ausbildung derselben ausschließlich gewissen Dermatogenzellen dieser Region erblich übertragen. Der vorliegende Fall gewinnt umsomehr an Interesse, als wir, wie Haberlandt gezeigt hat,[1] in der Rückbildung des Assimilationssystems am Sporogon der *Sphagnum*-Arten ein ganz ähnliches Verhältnis vor uns haben. Auch hier ist dieses bereits vollständig rückgebildet, die Spaltöffnungen sind jedoch, wenn auch auf reduzierter Stufe, immer noch erhalten. Wenn wir weiters bedenken, daß, wie Hildebrand bereits nachgewiesen hat,[2] die Luftblätter der Wasserform unserer Art auf ihrer Lamina beiderseits Spaltöffnungen führen und überdies, wie eben gezeigt wurde, an eigenen assimilierenden Teilen des Blattstieles, die Schwimmblätter dagegen bloß auf ihrer Oberseite, an ihren Blattstielen dagegen bei Reduktion des Assimilationsgewebes, die erblich fixierten Spaltöffnungen dagegen selbst noch gegenwärtig in der den ursprünglich assimilierenden Teilen entsprechenden Region ausbilden, so stellt uns *Polygonum amphibium* das seltene Beispiel einer Pflanze dar, welche an verschiedenen Organen eines und desselben Individuums die Hauptetappen seiner wechselnden Anpassungsgeschichte auch im

---

[1] »Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose« in Pringsheim's Jahrb., 17. Bd., 1886, S. 475.

[2] »Über die Schwimmblätter von *Marsilia* und einigen anderen amphibischen Pflanzen.« Botan. Zeitung, 1870, S. 20.

histologischen Bau gegenwärtig noch klar zum Ausdrucke bringt.

Ein vergleichender Rückblick über die Verteilung der in der vorliegenden Untersuchung geschilderten Verschlußarten auf die einzelnen daraufhin untersuchten Objekte liefert zwei interessante Ergebnisse: zunächst die Tatsache, daß die Pflanze im allgemeinen bei der Ausbildung der jeweiligen Verschlußeinrichtungen gewissermaßen mit einer gewissen Ökonomie zu Werke geht, indem zu einer auf den Vorhof sich erstreckenden Verschlußeinrichtung eine zweite, die Zentralspalte oder Hinterhof betreffende, in der Regel nur dann hinzutrit, wenn die erstere allein nicht volle Garantie für ausgiebigen Abschluß bietet (vergleiche *Alisma,* Taf. II, Fig. 4, *Sagittaria*, Taf. II, Fig. 11 und 16, *Calla*, Taf. III, Fig. 1, 2, *Menyanthes*, Taf. III, Fig. 6, 7). Umgekehrt verzichtet die Pflanze auf einen Verschluß des Hinterhofes, wenn durch eine auf Eisodialöffnung, Vorhof oder Zentralspalte sich erstreckende Einrichtung der wirksame Verschluß nach außen gesichert erscheint (vergleiche *Potamogeton*, Taf. I, Fig. 2, 5, *Oenanthe*, Taf. I, Fig. 6, *Schoenoplectus*, Taf. III, Fig. 14, *Polygonum*, Taf. III, Fig. 17, 18). Weiters zeigt sich, daß die weitgehendste histologische Umbildung des Apparates in Form der soeben beschriebenen Verschlußeinrichtungen nicht nur gerade jenen Pflanzen zukommt, welche auch durch die Fähigkeit der gelegentlichen amphibischen Lebensweise eine höhere Anpassungsfähigkeit bekunden, sondern unter diesen wieder bei einer Art den Höhepunkt erreicht, welche geradezu ein Paradigma adaptiver Plastizität darstellt.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

I. Bei einer Reihe von Wasserpflanzen finden sich in der bei normalem Wasserstande dauernd untergetauchten Region gewisser Organe als Erbstück ihres ehemaligen terrestrischen Lebens vereinzelt Spaltöffnungen entwickelt.

II. Der mit der erblich fixierten Anlage derselben verbundenen Gefahr der Infiltration der Durchlüftungsräume durch

dsa umgebende Wasser wird bei den verschiedenen Arten auf verschiedene Weise begegnet und zwar:

1. bei sonst normalem histologischem Baue durch eine Veränderung des physiologischen Verhaltens der Schließzellen, welche sich darin äußert, daß diese auch in Berührung mit Wasser und unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen die Zentralspalte oder Eisodialöffnung verschließen, in ihrer Wirkungsweise also genau das umgekehrte Verhalten normaler Schließzellen zeigen. Beispiele: *Callitriche verna*, *Hippuris vulgaris*;

2. durch Abänderung des histologischen Baues bei physiologisch abweichendem Verhalten.

a) Die Schließzellen trennen sich wie gewöhnlich vollständig voneinander, es entsteht ein Spalt. Vor- und Hinterhofleisten mächtig gefördert, erstere enge aneinander oder dicht übereinander gelegt, letztere bis auf einen sehr schmalen Spalt einander anliegend. Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof vorhanden. *Calla palustris*, *Menyanthes trifoliata*.

b) Beide Schließzellen sind getrennt, aber die polare Verwachsung derselben weiter vorgeschritten. Der in seinen Größenverhältnissen abweichende Apparat ist durch engen Anschluß der Vorhofleisten, Bauchwände und Hinterhofleisten verschlossen. Zentralspalte fehlt. *Schoenoplectus lacustris*.

c) Beide Schließzellen sind getrennt, die Spalte zwischen ihnen ist äußerst schmal. Vor- und Hinterhof fehlen in der Regel oder sind sehr reduziert. *Alisma Plantago*, *Sagittaria montevidensis* und *sagittifolia*.

d) Beide Schließzellen sind bis auf die inneren Cuticularleisten getrennt, letztere bleiben verwachsen. Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof sind vorhanden. *Menyanthes trifoliata*.

e) Beide Schließzellen sind bis auf die äußeren Cuticularleisten getrennt, letztere bleiben miteinander verwachsen. Vorhof und Hinterhof sind vorhanden. *Potamogeton natans*, ausnahmsweise bei *Alisma Plantago* und *Oenanthe aquatica*.

f) Beide Schließzellen bleiben bis auf die inneren Cuticularleisten verwachsen, letztere sind getrennt. Vorhof entweder auf einen schmalen Spalt reduziert oder fehlend. Zentralspalte fehlt, Hinterhof ist vorhanden. *Polygonum amphibium*, *Schoenoplectus lacustris.*

3. Die Spaltöffnungsmutterzelle teilt sich, die beiden Tochterzellen trennen sich, eine derselben stirbt frühzeitig ab. Verschluß durch engen Anschluß der äußeren und inneren Cuticularleisten bewirkt. *Oenanthe aquatica.*

4. Die Spaltöffnungsmutterzelle teilt sich; eine Tochterzelle stirbt vor ihrer Trennung von der Schwesterzelle ab. *Oenanthe aquatica*, ausnahmsweise bei *Sagittaria montevidensis.*

5. Beide Schließzellen sterben frühzeitig ab, ihre Trennung erstreckt sich bloß bis zur halben Höhe derselben. *Oenanthe aquatica.*

6. Beide Schließzellen sterben noch vor ihrer Trennung ab. *Oenanthe aquatica.*

7. Die Teilung der Spaltöffnungsmutterzelle unterbleibt, diese stirbt frühzeitig ab. *Oenanthe aquatica.*

8. Die Spaltöffnungsmutterzelle wird überhaupt nicht mehr gebildet, die Pflanze beschränkt sich bloß auf die ihrer Bildung vorhergehenden Zellteilungen. *Oenanthe aquatica.*

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. *Hippuris vulgaris*, L. Untergetauchter Apparat in Oberflächenansicht. Eisodialöffnung bis auf einen schmalen Spalt verschlossen. Vergr. 1000.

Fig. 2 bis 5. *Potamogeton natans* L.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf den untergetauchten Apparat der obersten Region des Schwimmblattstieles.

Fig. 2. Querschnitt. Eisodialöffnung vollständig verwachsen. Nebenzellen normal entwickelt. Vergr. 1240.

Fig. 3. Oberflächenansicht bei höherer Einstellung. Die mittlere Cuticularerhebung erscheint als stark lichtbrechender Strich. Rechte Nebenzelle abgestorben. Vergr. 700.

Fig. 4. Ebenso, bei Einstellung auf die Zentralspalte, letztere schwach geöffnet. Seitenwände der rechten Nebenzelle mit der Rückenwand der Schließzelle verschmolzen. Vergr. 670.

Fig. 5. Querschnitt. Eisodialöffnung vollständig verwachsen. Beide Nebenzellen abgestorben, ihre Seitenwände in mittlerer Höhe mit der Rückenwand der Schließzelle verschmolzen, ihre Lumina ober- und unterhalb der Verwachsungsstelle je auf einen einem Intercellularraum ähnlichen Spalt reduziert. Vergr. 820.

Fig. 6 bis 13. *Oenanthe aquatica* (L.) Lam.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf den untersten, dauernd untergetauchten Teil des Stammes.

Fig. 6. Querschnitt durch einen untergetauchten Apparat mit vollständig verwachsener Eisodialöffnung. Atemhöhle normal entwickelt. Vergr. 780.

Fig. 7. Oberflächenansicht; rechte Schließzelle abgestorben, Eisodialöffnung normal, offen. Vergr. 460.

Fig. 8. Querschnitt. Linke Schließzelle abgestorben. Begrenzung ihres Lumens für mediane Einstellung ausgezogen, für tiefere Einstellung punktiert gezeichnet. Eisodialöffnung und Hinterhof durch die Vor-, beziehungsweise Hinterhofleisten verschlossen. Vergr. 1100.

Fig. 9. Oberflächenansicht. Eine Schließzelle abgestorben. Es fehlt jede Differenzierung eines Spaltes. Vergr. 700.

Fig. 10. Beide Schließzellen abgestorben. Zwischen beiden ein sehr feiner, der Eisodialöffnung entsprechender Spalt. Vergr. 660.

Fig. 11. Abgestorbene Mutterzelle des Apparates. Vergr. 470.

Fig. 12. Querschnitt. Beide Schließzellen rückgebildet, doppelt angeschnitten. Vorhofleisten schwach angedeutet; die Spalte reicht bloß bis zur Mitte der Bauchwand. Atemhöhle vollständig rückgebildet. Vergr. 890.

Fig. 13. Oberflächenansicht, von der Anlage des Apparates bloß die der Bildung der Mutterzelle vorhergehenden Zellteilungen zeigend. Vergr. 800.

Tafel II.

Fig. 1. *Oenanthe aquatica* (L.) Lam. Querschnitt durch einen untergetauchten, rückgebildeten Apparat. Beide Schließzellen abgestorben, vollständig verwachsen, die rechte doppelt angeschnitten. Atemhöhle normal entwickelt. Vergr. 870.

Fig. 2. *Callitriche verna* L. Querschnitt durch den untergetauchten Apparat. Verschluß der Eisodialöffnung durch die Vorhofleisten. Vergr. 750.

Fig. 3 bis 9. *Alisma Plantago* L.

Fig. 3. Querschnitt durch den normalen Apparat aus der obersten Luftregion des Blattstieles. Vergr. 1060.

Fig. 4 bis 9 beziehen sich auf die unterste, dauernd untergetauchte Region desselben.

Fig. 4. Querschnitt. Vorhofleisten als Verschlußeinrichtung ausgebildet, einen zarten, schiefen Kanal bildend. Zentralspalte und Hinterhof geschlossen. Vergr. 1400.

Fig. 5. Querschnitt eines untergetauchten Apparates mit verwachsener Eisodialöffnung. Zentralspalte geschlossen, Hinterhofleisten eng übereinandergreifend. Atemhöhle normal. Vergr. 1140.

Fig. 6 bis 9. Oberflächenansicht hiezu, zum Teil nur die mittlere Partie des Apparates eingezeichnet.

Fig. 6. Der mittlere, plastisch hervortretende Längswall entspricht der über dem Vorhof gelegenen mittleren Cuticularerhebung der Querschnittsansicht (Fig. 5). Rechts und links von diesem, parallel mit ihm, je eine kleinere seitliche Erhebung (vergl. Querschnitt).

Fig. 7 bis 9. Tiefere Einstellung. Fig. 7 zeigt den in die mittlere Cuticularerhebung hineinragenden Teil des Vorhofes (dunkel), die begrenzenden Wände einander stark genähert. Fig. 8 Einstellung auf das Maximum der Vorhofweite, Fig. 9 auf die Zentralspalte (vergl. Querschnitt, Fig. 5). Vergr. 850.

Fig. 10 bis 14. *Sagittaria montevidensis* Cham. et Schlecht.

Fig. 10. Rückgebildeter Apparat aus der untersten, dauernd untergetauchten Region des Blattstieles. Beide Schließzellen sind miteinander

verwachsen, die rechte kollabiert, ihre Bauchwand stark verdickt, das Lumen bis auf einen feinen Spalt reduziert, Hinterhofleisten dagegen entwickelt. Atemhöhle normal. Vergr. 1000.

Fig. 11. Querschnitt durch den untergetauchten Apparat. Vor- und Hinterhofleisten eine deutliche Verschlußeinrichtung bildend. Vergr. 1300.

Fig. 12 und 13. Querschnitte der Bauchwände desselben bei Einstellungen, welche zwischen der medianen und polaren Einstellung liegen. Fig. 12 vordere Leisten miteinander verwachsen, Fig. 13 Verwachsung der hinteren Leisten bis auf einen kleinen, dem Reste des Hinterhofes entsprechenden Spalt. Vergr. 1300.

Fig. 14. Querschnitt durch den normalen Apparat der Luftregion. Vergr. 1300.

Fig. 15 und 16. *Sagittaria sagittifolia* L.

Fig. 15. Normaler Apparat, deutlich erhaben. Vergr. 980.

Fig. 16. Querschnitt durch den untergetauchten Apparat, das Maximum der Öffnungsweite der Zentralspalte desselben darstellend. Hinterhofleisten mit verlängerten, schneidigen Kanten, einander genähert. Apparat schwach eingesenkt. Vergr. 1200.

Tafel III.

Fig. 1 bis 5. *Calla palustris* L.

Fig. 1 bis 4 beziehen sich auf den Apparat der untersten, dauernd untergetauchten Blattstielregion.

Fig. 1. Querschnitt bei genau medianer Einstellung. Vergr. 1500.

Fig. 2. Dasselbe wie vorige; zeigt besonders deutlich den engen Anschluß der mächtig entwickelten Hinterhofleisten, welcher auch für ihre Form bestimmend ist. Vergr. 1680.

Fig. 3 und 4. Hinterhofleisten bei hoher oder tiefer, beziehungsweise medianer Einstellung, im ersten Falle gänzlich miteinander verwachsen, im letzteren einen sehr feinen Kanal freilassend. Vergr. 1500.

Fig. 5. Querschnitt durch den normalen Apparat. Vergr. 1500.

Fig. 6 bis 8. *Menyanthes trifoliata* L.

Fig. 6 und 7. Untergetauchter Apparat der untersten Blattstielregion. Beide bei genau medianer Einstellung, in Fig. 7 Hinterhofleisten vollständig miteinander verwachsen. Vergr. 1240 und 1280.

Fig. 8. Normaler Apparat. Vergr. 1600.

Fig. 9 bis 14. *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla.

Mit Ausnahme von Fig. 9 beziehen sich sämtliche Figuren auf den konstant untergetauchten Apparat der untersten Stammregion.

Fig. 9. Normaler Apparat der Luftregion des Stammes im geschlossenen Zustande. Oberflächenansicht. Vergr. 1100.

Fig. 10. Untergetauchter Apparat. Eisodialöffnung offen, Zentralspalte geschlossen. Die polare Verwachsung der Schließzellen reicht viel weiter gegen die Mitte des Apparates als im normalen Zustande. Vergr. 1180.

Fig. 11. Querschnitt durch denselben. Vergr. 1200.

Fig. 12. Desgleichen. Oberflächenansicht. Eisodialöffnung bis auf sechs Löcher verwachsen. Vergr. 1200.

Fig. 13. Desgleichen. Eisodialöffnung gänzlich verwachsen. Vergr. 1200.

Fig. 14. Querschnitt bei vollständiger Verwachsung der Eisodialöffnung. Vergr. 1270.

Fig. 15 bis 20. *Polygonum amphibium* L. (Wasserform).

Fig. 15 bis 19 beziehen sich auf den untergetauchten Apparat der obersten Region des Schwimmblattstieles.

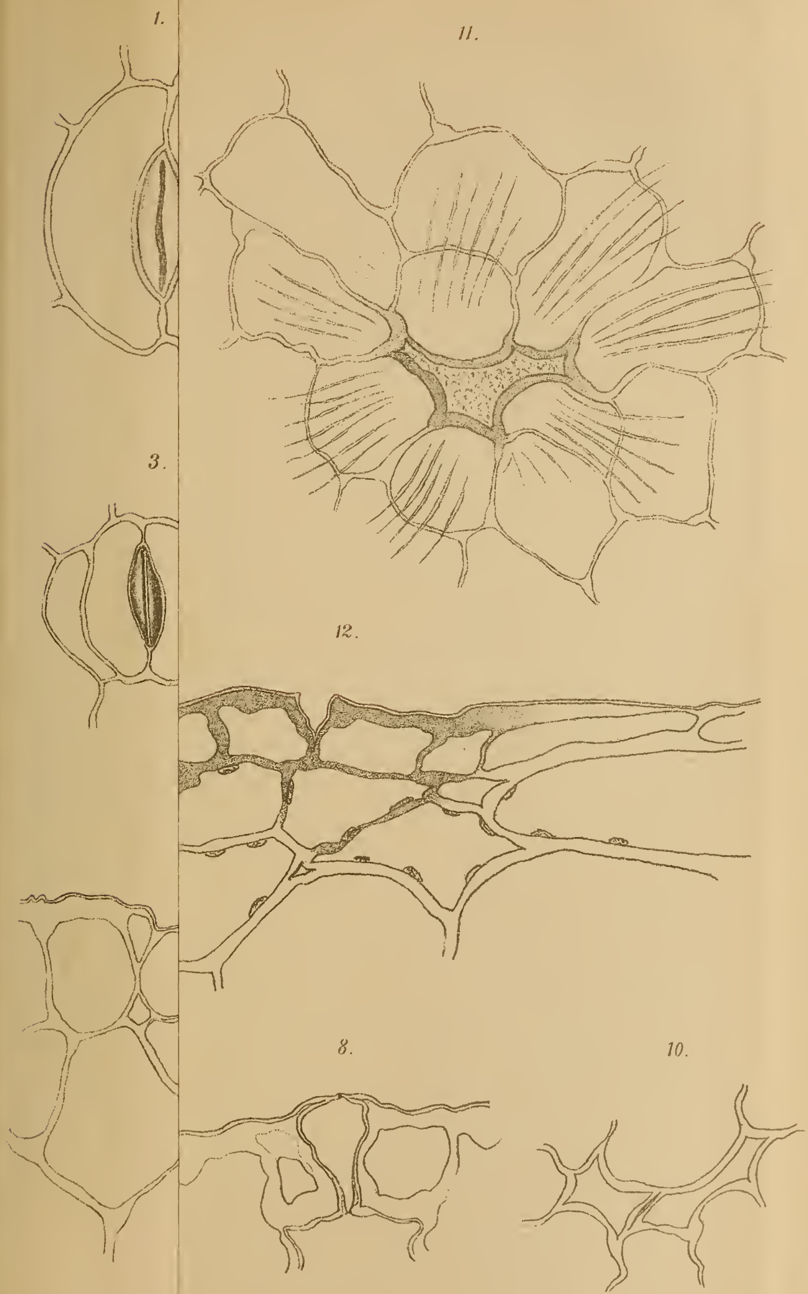
Fig. 15 und 16. Oberflächenansichten bei Einstellung auf den als Spalt von verschiedener Ausdehnung entwickelten, unterhalb der Cuticula gelegenen Rest des Vorhofes. Letzterer ist dunkel gehalten. Vergr. 1140.

Fig. 17. Querschnitt. Eisodialöffnung und Zentralspalte verwachsen, Rest des Vorhofes bis zur Cuticula reichend. Vergr. 840.

Fig. 18. Desgleichen. Vorhofleisten bis auf einen kleinen Rest des Vorhofes verwachsen. Vergr. 800.

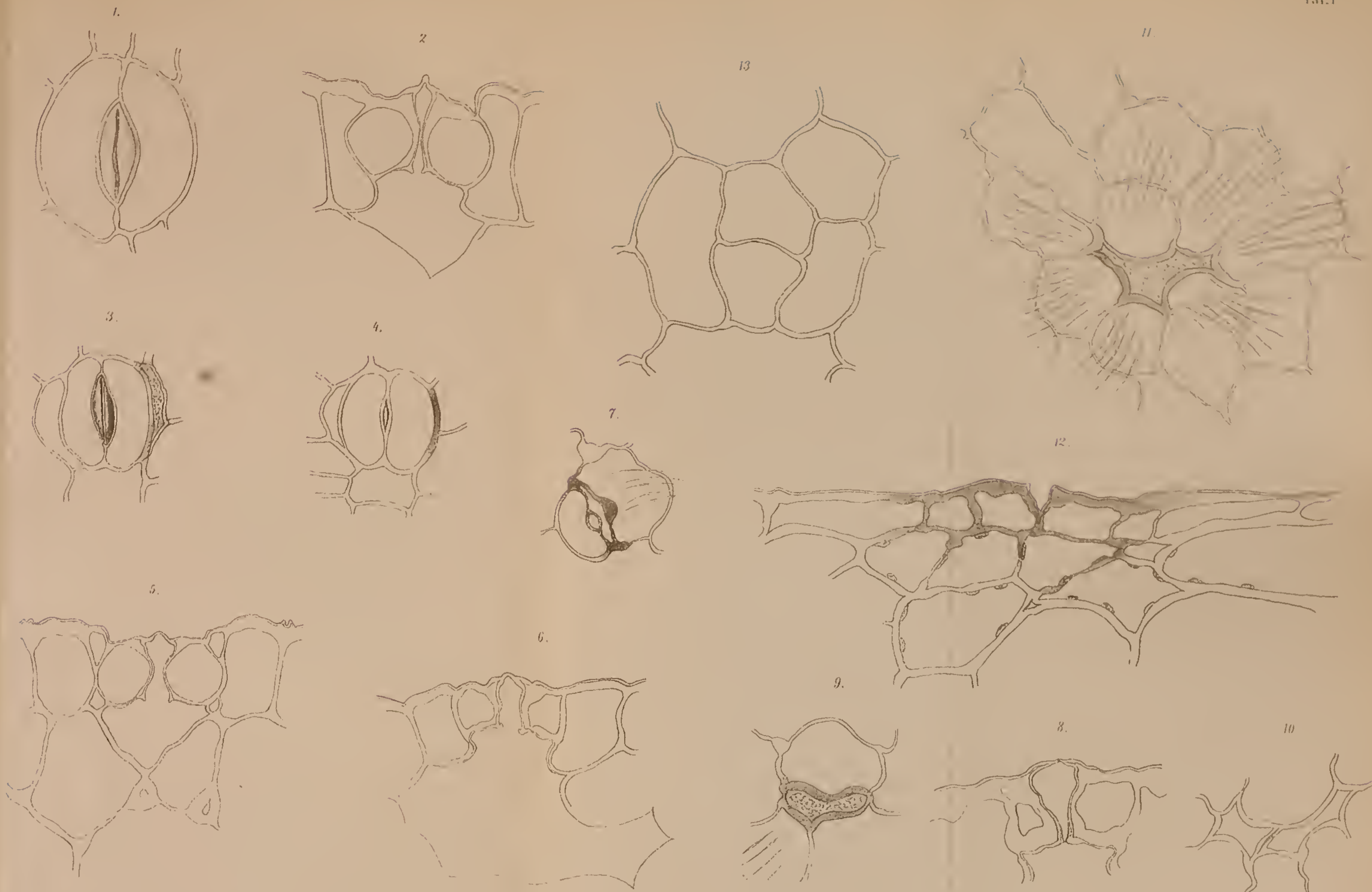
Fig. 19. Desgleichen. Vorhofleisten vollständig miteinander verwachsen. Vergrößerung 980.

Fig. 20. Querschnitt durch den normalen Apparat. Vergr. 830.



O.Porsch del.

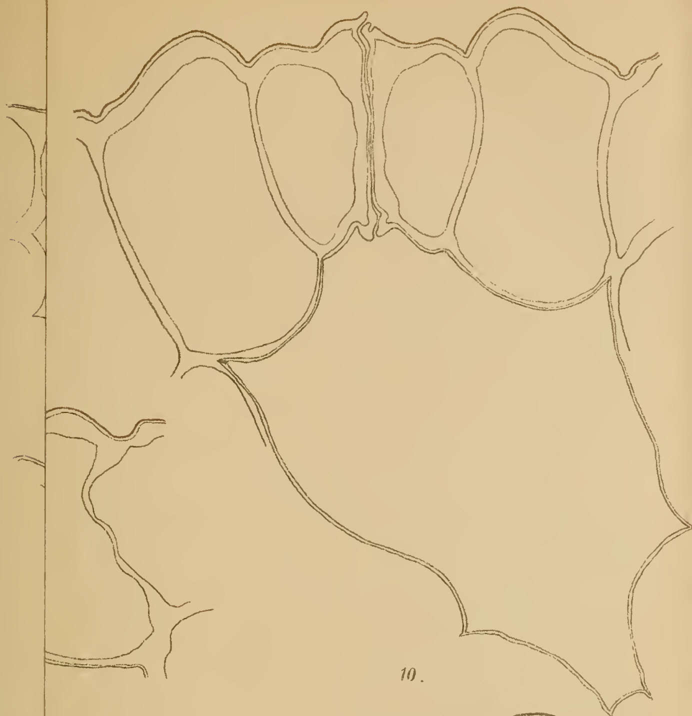
Lith.Anst v Th Bannwarth Wien



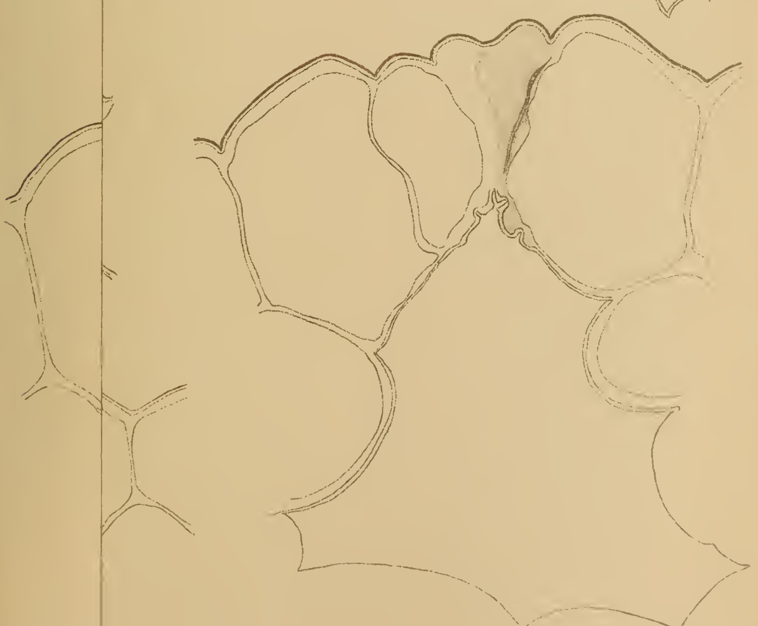
O. Porsch del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth Wien

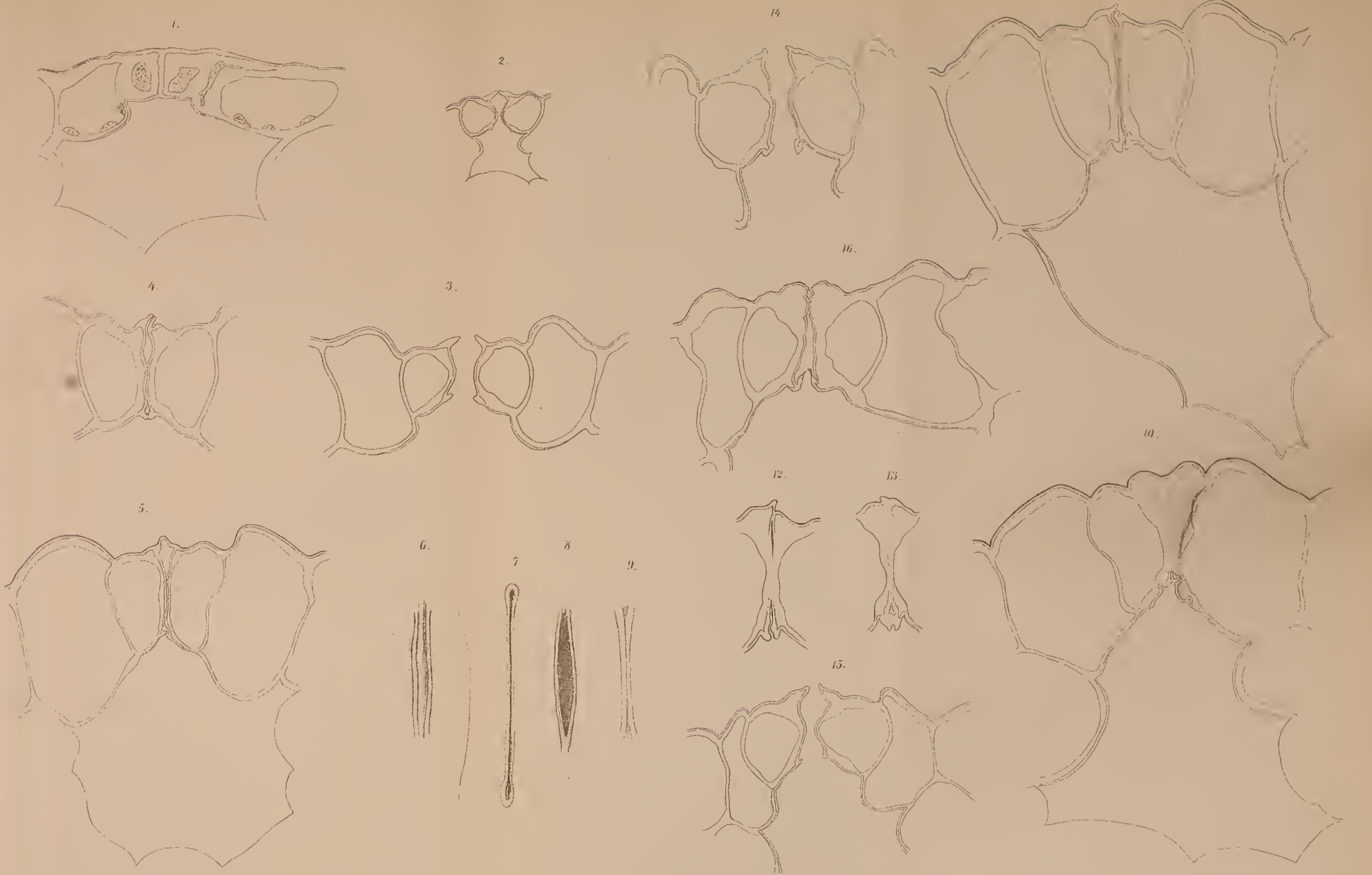
11.



10.

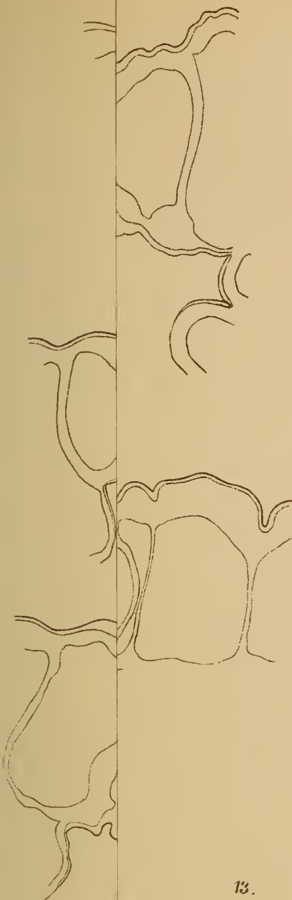


O Porsch del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien

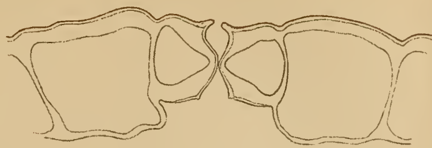


O. Porsch del.

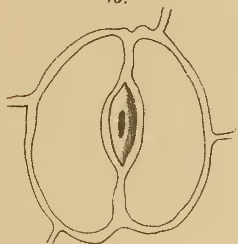
Lith. Anst. v. Th. Bannwarth Wien



20.



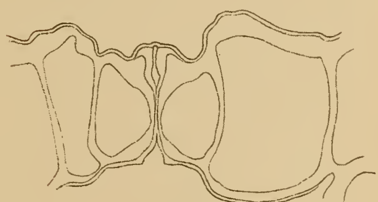
16.



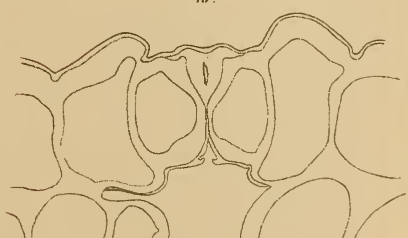
15.



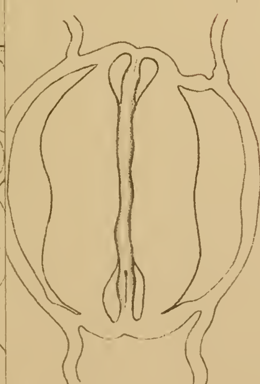
17.



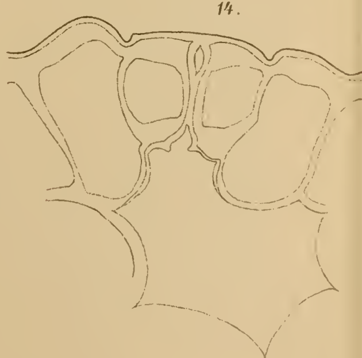
18.

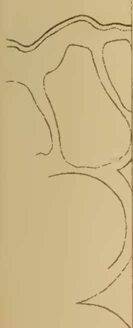


13.



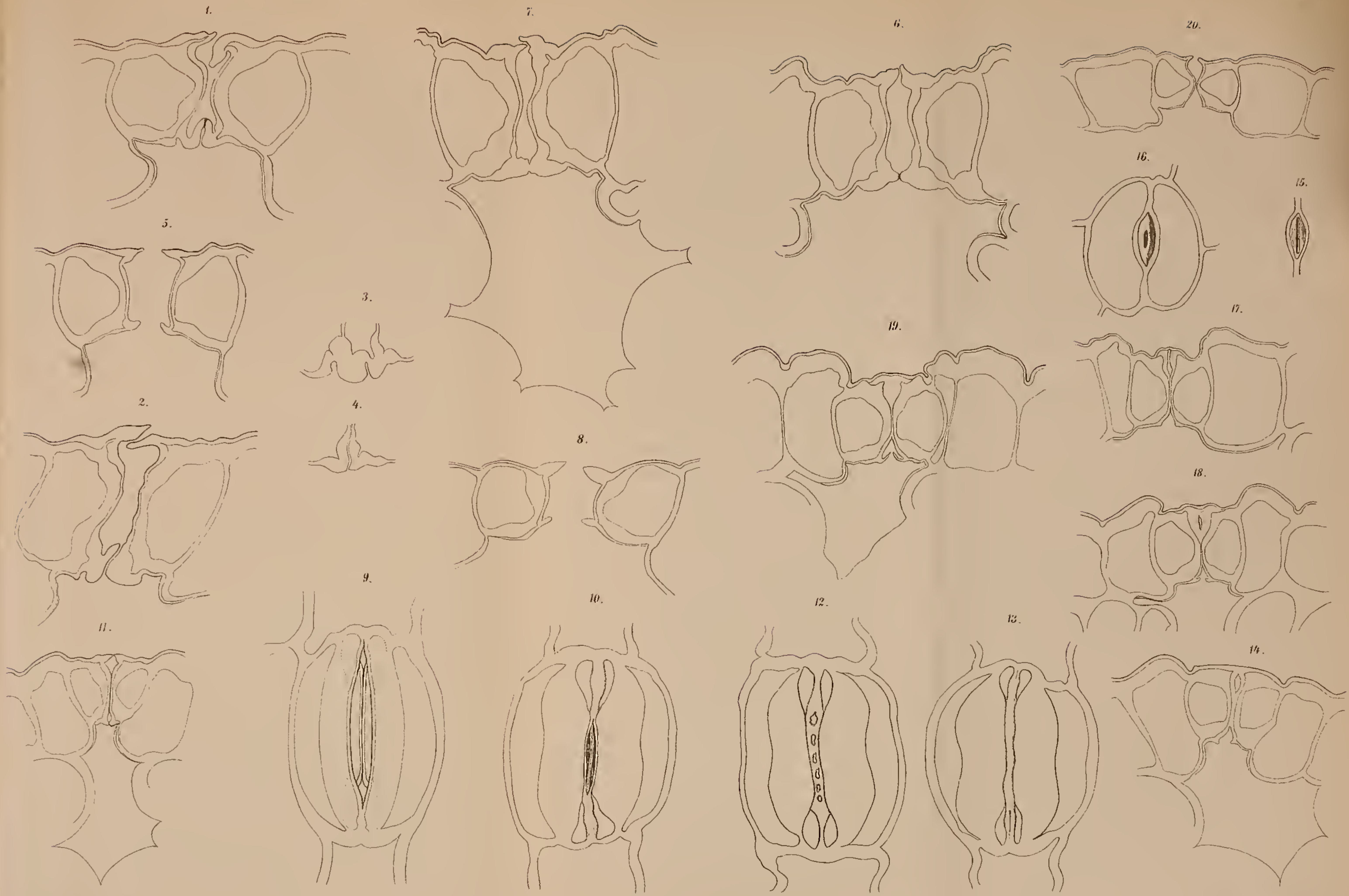
14.





O.Porsch del Lith.Anst v. Th.Bannwarth,Wien

Taf. III.



O. Porsch del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.